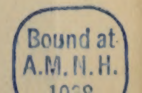


FOR THE PEOPLE
FOR EDVCATION
FOR SCIENCE

LIBRARY
OF
THE AMERICAN MUSEUM
OF
NATURAL HISTORY



REVUE SUISSE

DE

ZOOLOGIE

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

LIBRARY OF THE AMERICAN MUSEUM OF NATURAL HISTORY

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

59.06 (49.4) G2

COMITÉ DE RÉDACTION

PIERRE REVILLIOD
Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

JEAN CARL
Sous-Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

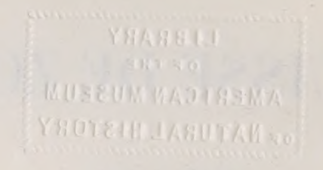
ROGER DE LESSERT
Secrétaire général de la Société zoologique suisse

TOME 44

Avec 7 planches.

GENÈVE
IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1937



X

38-143298-Sept 2

TABLE DES MATIÈRES

du Tome 44

Fascicule 1. Janvier 1937.

Fascicule 2. Avril 1937.

Fascicule 3. Juillet 1937.

Fascicule 4. Octobre 1937.

TABLE DES AUTEURS

PAR

ORDRE ALPHABÉTIQUE

Tome 44, nº 1. — Janvier 1937.

Die Wirkungsweise chemischer Faktoren in der Embryonalentwicklung der Tiere.[1]

von

F. E. LEHMANN
Zoologisches Institut der Universität Bern.

1. Morphologie und Biochemie, Wege zu ihrer Synthese auf embryologischem Gebiet.

Skizzieren wir kurz, um uns über den Ausgangspunkt klar zu werden, einige Grundtatsachen der tierischen Entwicklung. Auch der komplizierteste tierische Organismus entwickelt sich aus einer einzigen Zelle, der Eizelle. Obwohl die tierischen Eier recht häufig arm an sichtbaren Strukturen sind, enthalten sie in den meisten Fällen alle wesentlichen Stoffe und Formbildungsfaktoren, um die komplizierte Organisation des werdenden Tieres auszubilden. Im Ganzen genommen spielen Milieubedingungen bei der tierischen Formbildung eine wesentlich geringere Rolle als bei den Pflanzen. Ja man kann im Verlauf der Phylogenese sogar eine ausgesprochene Tendenz beobachten, die Embryonalentwicklung in steigendem Masse den Milieuwirkungen zu entziehen. Diese Autonomie der Formbildung einerseits und die reiche Gliederung des Organismus in verschiedene Organe andererseits beeinflussten auch die Fragestellungen der embryologischen Forschung. So wurden vor allem zwei Aspekte herausgearbeitet: durch die vergl.-embryologische Forschung ein tieferes Verständnis des Bauplans und der

[1] Inhalt des zoologischen Referates, gehalten an der gemeinsamen Sitzung der Schweiz. botanischen und zoologischen Gesellschaften anlässlich der Tagung der S.N.G. in Solothurn am 29. August 1936. Das Thema der gemeinsamen Sitzung lautete: « Stoffliche Beeinflussung von Wachstum und Entwicklung ». Das botanische Referat wurde von Prof. W. H. Schopfer gehalten. Sein Titel lautete : « Facteurs de croissance et actions hormonales chez les plantes » (erscheint in den Ber. d. Schweiz. bot. Ges.)

Formverwandtschaft der Tiere, durch die experimentell-embryologische Forschung die im Embryo lokalisierten Formbildungskräfte. Mit dem Fortschreiten der experimentell-embryologischen Forschung wurde ein altes Problem wieder lebendig, das von dem Botaniker Julius SACHS und dem Zoologen Curt HERBST in seiner Tragweite bereits erkannt worden war, das aber bis vor wenigen Jahren fast unangreifbar schien: Die Frage nach den materiellen Grundlagen der Formbildung. Neuerdings wird dieser Frage auch von biochemischer Seite wieder starkes Interesse entgegengebracht. So sagt der Biochemiker S. EDLBACHER in seiner Schrift: « Die Chemie der Wachstumsvorgänge » (1934, S. 3): « Der sichtbare Vorgang der Gestaltwerdung muss natürlich ein molekulares Geschehen zur Grundlage haben. Und dieses letztere ist eines der Ziele der physiologischen Chemie. In diesem Sinn muss es zu einer Synthese morphologischer und chemischer Forschung kommen ».

Von einer solchen Synthese sind wir heute noch weit entfernt. Es gilt zunächst Erscheinungen zu finden, die auf Zusammenhänge zwischen biochemischem und morphologischem Geschehen hinweisen. Verschiedene Forschungsrichtungen haben solche Erscheinungen zu Tage gefördert. Wir wollen uns hier auf einen Tatsachenkreis beschränken: Die chemische Beeinflussbarkeit embryonaler Vorgänge.

Wir betrachten hier vor allem die Entwicklung der primären Organsysteme des Embryos, deren Beeinflussbarkeit durch chemische Faktoren in den letzten Jahren eingehender untersucht wurde. Demgegenüber können die sogenannten Elementarprozesse, wie Wachstum und Zellteilung weniger berücksichtigt werden, da ihre Beziehung zum Formbildungsproblem bei Tieren recht wechselnd ist. Das Hauptresultat der Forschungen, die uns beschäftigen werden, besteht in der Auffindung verschiedener grundlegender Formbildungsprozesse, die chemisch beeinflussbar sind. Bei Pflanzen scheinen vor allem die Wirkungen der Milieubedingungen auf die Formbildung im allgemeinen genauer bekannt zu sein, während die Angriffspunkte dieser Wirkungen an den inneren, den in der Anlage selbst liegenden Formbildungskräften der pflanzlichen Embryonalgewebe mit einigen Ausnahmen noch weniger erfasst werden konnten. Es soll nun im folgenden gezeigt werden, wie sich speziell die Objekte der tierischen Embryologie für die Frage nach

dem Angriffspunkt bestimmter chemischer Wirkungen an bestimmten Anlagebezirken besonders eignen. Diese Resultate sind nur verständlich im Zusammenhang mit vergleichend- und experimentell-embryologischen Tatsachen. Auf diese müssen wir deshalb in der folgenden Darstellung näher eingehen. Denn nur so lässt sich die Eigenart der chemischen Wirkungen genauer charakterisieren. Dann werden sich auch an Hand allerdings noch recht unvollständiger Tatsachenreihen, Hinweise auf Vorgänge geben lassen, bei denen nach Zusammenhängen zwischen morphologischem und biochemischem Geschehen gesucht werden kann. Für unsere Betrachtungen eignen sich vor allem die Entwicklungsvorgänge der Echinodermen und der Amphibien. Denn hier liegen einige genauer untersuchte Fälle vor, bei denen chemische Wirkungen die Formbildungskräfte bestimmter Anlagebezirke in selektiver Weise verändern.

2. Die Bedeutung morphogenetischer Funktionszustände für die Organbildung des Embryos und ihre chemische Beeinflussbarkeit. Beispiel: Die Entwicklung des Seeigeleies.

Die Eier der Seeigel entwickeln sich in wenigen Tagen zu pyramidenförmigen, mit langen Fortsätzen versehenen Larven, den Pluteuslarven. Diese besitzen bereits eine Reihe wichtiger Organe: Einen Darm mit Mund und After, Skelettstäbe und eine kräftig bewimperte Schicht, welche die äussere Körperschicht des Keimes bildet. Schon am frisch abgelegten Ei ist es möglich, die Regionen annähernd zu bestimmen, aus denen später die verschiedenen Organe hervorgehen werden. Aus der animalen Region des Eis entstehen die Aussenschicht und die Mundbucht, aus der vegetativen Region der Darm und die skelettbildenden Zellen.

Eine wesentliche Entdeckung der entwicklungsmechanischen Forschung war nun, dass eine Keimregion im Experiment mehr leistet als in der Normalentwicklung. Driesch zerlegte Seeigelkeime in Teile. Jeder Teil konnte eine ganze Larve liefern, trotzdem jedes Bruchstück normalerweise nur einen Teil einer Larve gebildet hätte. Hörstadius (Pubbl. Staz. Zool. Napoli 14, 1935. S. 305) fand jedoch später, dass nicht jedes Fragment zu einer Ganzbildung befähigt ist. Er zerlegte Eier durch einen Aequatorialschnitt in eine animale und eine vegetative Hälfte. Beide Hälften liefern in

manchen Fällen defekte Keime. Die animale Hälfte bildet eine bewimperte Kugel, die vegetative Hälfte eine Blase mit Darm und kümmerlichem Skelett. Beide Hälften sind nicht imstande, die ihnen fehlenden Organe zu ersetzen. Weitere Untersuchungen von HÖRSTADIUS führten zur Aufklärung dieser scheinbar widerspruchsvollen Resultate. Nur dann entsteht aus einem Eibruchstück ein Ganzkeim, wenn dieses Stück animales und vegetatives Material in bestimmten Proportionen enthält. Es kommt weniger auf die absolute Masse an. Je eine halbe animale und eine halbe vegetative Kalotte können z. B. ebensogut einen Ganzkeim bilden, wie eine ganze animale und eine ganze vegetative Kalotte. In einer solchen experimentellen Kombination werden später alle vegetativen und animalen Organe in normaler Lage gebildet.

Aus den vorliegenden Beobachtungen muss geschlossen werden, dass die Topographie der einzelnen Organanlagen in Abhängigkeit von der Lage im ganzen Keimsystem steht. Die Topographie des Anlagemusters wird also nicht von den experimentell zusammengefügten Teilstücken mitgebracht. Was die Teilstücke im Moment der Zusammenfügung offenbar besitzen, ist nur ein *einheitlicher morphogenetischer Funktionszustand*; animales Material befindet sich im animalen Funktionszustand, d.h. es ist im Stande, wenn es isoliert gezüchtet wird, animale Differenzierungen zu bilden. Das gleiche gilt für das vegetative Material.

Das normale Muster von animalen und vegetativen Organen wird jedoch nur gebildet, wenn animaler und vegetativer Funktionszustand in harmonische Wechselbeziehung (HÖRSTADIUS 1935) miteinander treten können. Dies ist ja auch der Fall bei experimentell hergestellten Keimkombinationen, in denen der animale und der vegetative Funktionszustand in normaler Proportion vorhanden sind. Dann entfalten die beiden Keimbezirke einen ganzen *Komplex morphogenetischer Funktionen in einem charakteristischen Muster*. Wir müssen dabei annehmen, in Analogie zu den Verhältnissen bei den Amphibien (s. d. folgenden Abschnitte), dass der eigentlichen Formbildung eine Entwicklungsphase vorausgeht, in der die einzelnen organbildenden Tendenzen in bestimmten Teilbezirken des Keims angelegt bezw. ausgesondert werden.

Dieses Geschehen könnte man folgendermassen formulieren (vergl. auch Tabelle 3, S. 15): Im entsprechenden Keimareal geht der ursprüngliche animale bezw. vegetative Funktionszustand, der keine Vorzugsbereiche für bestimmte morphogenetische Funktionen aufweist, über in einen Zustand, in dem ein zunächst noch unscharf begrenztes Muster (ein Komplex) organbildender Tendenzen (Funktionen) auftritt. Der vegetative bezw. der animale Funktionszustand geht über in den animalen bezw. vegetativen Funktionskomplex. In diesem Zusammenhang bedeutet also Komplex nicht nur eine Mehrzahl morphogenetischer Funktionen innerhalb eines Areals, sondern zugleich auch ihre Anordnung in einer bestimmten topographischen Verteilung. Diese topographische Verteilung der Funktionen ist dann die Grundlage für die daran anschliessenden Vorgänge der eigentlichen Formbildung.

Mit den Phänomenen des morphogenetischen Funktionszustandes und Funktionskomplexes haben wir eine grundlegende Erscheinung in der Genese der tierischen Embryonen erfasst.

In dieser Hinsicht scheint sich das organbildende Anlagematerial, soweit es ausgesprochen regulationsfähig ist, bei den verschiedenen Tiertypen weitgehend ähnlich zu verhalten (Echinodermen, Insekten, Amphibien): Auf der Basis eines bestimmten morphogenetischen Funktionszustandes in einem bestimmten Keimareal (gekennzeichnet durch starke Differenzierungstendenzen) entwikkelt sich in einem morphologisch homogenen Substrat das Muster eines morphogenetischen Funktionskomplexes. Die Dimensionen des Funktionskomplexes werden durch die Arealgrösse des Funktionszustandes bestimmt. Das Muster in dem die einzelnen Funktionen innerhalb des Komplexes festgelegt werden, zeigt ganzheitlichen Charakter. Denn seine Proportionen sind annähernd konstant, auch wenn die zur Verfügung stehende Menge Bildungsmaterial reduziert oder vergössert wird (Verschmelzungs- und Zwergbildung in harmonischen Proportionen).

Es ist gelungen, beim Seeigelkeim durch chemische Wirkungen die Leistungen des animalen und des vegetativen Funktionszustandes weitgehend zu verändern. Schon Herbst (Roux' Arch. 2. 1896) hat in seinen klassischen Versuchen gezeigt, dass die Behandlung von Seeigeleiern mit Lithiumsalzen eine Vergrösserung der Organe des vegetativen Bereiches und eine entsprechende Ver-

kleinerung des animalen Bereiches herbeiführt. Besonders klar wurde die Lithiumwirkung an isolierten animalen Kalotten von v. Ubisch (Roux' Arch. 117. 1929) nachgewiesen. Diese bilden normalerweise nur Teilkeime mit animalen Organen. Nach Li-Behandlung können diese Teilstücke auch entodermale Organe bilden, z. B. einen Urdarm und sich zu Pluteuslarven entwickeln. Umgekehrt kann durch Behandlung von Seeigeleiern mit Ca-freiem Seewasser und Na-Rhodanid (Lindahl, Acta Zoologica, 17. 1936) bewirkt werden, dass später der animale Bereich eine abnorm grosse Ausdehnung annimmt und der vegetative Bereich stark vermindert ist. Es kann sogar am ursprünglichen vegetativen Pol ein zweiter Wimperschopf gebildet werden. In diesem Fall bildet sich im Aequatorialbereich eine Entodermzone. Damit ist durch die chemische Behandlung ohne Materialverlagerung sogar die ursprüngliche morphologische Polarität des Eis aufgehoben worden.

Diese Versuche zeigen, dass die Genese des animalen und des vegetativen Funktionskomplexes nicht unabänderlich an eine bestimmte Eiregion gebunden ist. Normalerweise werden sie in bestimmten Proportionen von bestimmten Eiregionen gebildet. Chemische Mittel können jedoch nun den « animalen » Funktionszustand einer Keimregion in den « vegetativen » überführen und umgekehrt. Somit gelangen wir zu der wichtigen Einsicht, dass ein genau definierbarer morphogenetischer Funktionskomplex sich auf der Grundlage eines zunächst umstimmbaren Zustandes des betreffenden Eiplasmas entwickeln muss. Dieser Zustand kann durch bestimmte chemische Einwirkungen in einen anderen morphogenetischen Funktionszustand übergeführt werden.

Das Problem der Aktivierbarkeit morphogenetischer Funktionszustände in embryonalen Geweben scheint mir auch für die Bildung komplizierter pflanzlicher Gebilde wie der Blätter oder der Blüten zu bestehen. Auch hier muss gefragt werden, welche besonderen Funktionszustände in einem bestimmten Vegetationspunkt darüber entscheiden, ob es zur Blatt- oder Blütenbildung kommt.

Runnström und seine Mitarbeiter haben nun versucht, diese Aenderung des morphogenetischen Funktionszustandes im Seeigelkeim in Beziehung zu setzen mit nachweisbaren Strukturveränderungen und der Beeinflussung enzymatischer Prozesse im Ei. Es zeigte sich, dass die ektodermisierende Wirkung des Rhodanids verstärkt werden kann durch Zusatz von Pyocyanin (Naturwiss.

S. 447. 1936). Werden Eier 12 Stunden nur mit Rhodanid behandelt, so werden nur 10% animalisiert. Zusatz von Pyocyanin 1:40000 erhöhte den Prozentsatz der animalisierten Keime auf 80%. Pyocyanin allein bewirkt beim Seeigelkeim in diesen Konzentrationen eine starke Atmungssteigerung. Runnström nimmt an, dass der animale Funktionszustand irgendwie mit einer gewissen Intensität der Oxydationsprozesse zusammenhängt. Umgekehrt kann die Herbeiführung des vegetativen Funktionszustandes durch Li durch CO stark gefördert werden. Hierbei erfolgt eine teilweise Hemmung der Atmung. Runnström denkt daran, dass « eine gewisse Hemmung der Bildung von Kohlehydratabbauprodukten » für die Entstehung des vegetativen Zustandes wesentlich ist (Biol. Bull. 68. S. 333. 1935).

Diese Resultate lassen noch keine endgültigen Schlüsse zu. Jedenfalls zeigen sie das eine, dass eine Hemmung bezw. Förderung bestimmter enzymatischer Prozesse mit einer Hemmung bezw. Förderung morphogenetischer Funktionszustände parallel zu gehen scheint.

3. Das Prinzip der Phasenspezifität in der chemischen Empfindlichkeit morphogenetischer Funktionszustände. Beispiel: Der Organisator der Amphibien.

Die Versuche an Seeigeln haben gezeigt, dass bestimmte morphogenetische Funktionszustände im Ei des Seeigels durch chemische Wirkungen weitgehend umgestimmt werden können. Während welcher Entwicklungsperioden diese Umstimmung möglich ist, wurde bisher beim Seeigel noch nicht genauer festgestellt. Diese zeitliche Begrenzung chemischer Ansprechbarkeit wurde bei einem anderen Objekt, dem Keim der Amphibien, eingehender untersucht.

Beim Amphibienkeim lassen sich vor der Gastrulation im Wesentlichen drei Keimregionen unterscheiden. Der animale Bezirk bildet später Haut und Zentralnervensystem. Die äquatoriale Zone und die vegetative Zone gelangen während der Gastrulation in das Keiminnere. Dabei bildet die äquatoriale Zone vor allem die mesodermalen Achsenorgane, das Achsenskelett und die Stammmuskulatur und die vegetative Zone den grössten Teil des Darmkanals.

Die führende Rolle bei der Gastrulation und der anschliessenden Bildung des embryonalen Grundplanes spielt der zentrale Bereich der äquatorialen Zone. Er bestimmt die Längsachse des Keimes und die Lage des Zentralnervensystems im Ektoderm. Auf Grund dieser besonderen Fähigkeiten hat SPEMANN diesen Bezirk als den « Organisator » der Embryonalanlage bezeichnet (SPEMANN und H. MANGOLD. Roux' Arch. 100, 1924). Fehlt der Organisator, so entsteht kein Embryo. Transplantiert man ein Stück des Organisators auf die künftige Bauchseite einer Gastrula, so wird dort ein Embryo organisiert. Aehnlich wie das vegetative Material des Seeigelkeimes kann das Organisatormaterial verkleinert oder vergrössert werden: stets behält es seine Fähigkeit sich proportioniert in seine Organe, d.h. in Chorda und Somiten zu gliedern. Im Ganzen entwickelt das Organisatormaterial die Kennzeichen eines morphogenetischen Funktionskomplexes (Siehe Tabelle 1): ein einheitliches System, in dem die Einzelorgane als Funktion der Lage im Ganzen gebildet werden.

Auch die Leistung des Organisators kann durch chemische Wirkungen verändert werden. Behandelt man Tritonkeime zu Beginn der Gastrulation mit LiCl, so wird selektiv die Bildung der Chorda unterdrückt (LEHMANN, Naturwiss. 1936, S. 403). Alle anderen Leistungen des Organisators werden durch die Behandlung kaum verändert. Bei der Unterdrückung der Chordabildung handelt es sich um keine Zerstörung der normalerweise chordabildenden Zellen; diese Zellen bilden in diesem Falle normales Muskelmaterial.

Von besonderem Interesse ist, dass die Li-Wirkung nur während einer kurzen sensibeln Phase möglich ist. Sie ist in diesem Falle streng phasenspezifisch. Diese sensible Phase fällt nun zeitlich genau zusammen mit der Periode, in welcher der morphogenetische Funktionskomplex des Organisators normalerweise in Bildung begriffen ist (B. MAYER. Roux' Arch. 133, 1935). Die median liegenden Zellen werden ausschliesslich auf Chordabildung und die lateral liegenden Zellen auf Somitenbildung festgelegt. Dieser Determinationsprozess spielt sich geraume Zeit vor dem Sichtbarwerden dieser Organe in der einheitlichen Urdarmdachplatte ab. Das Li greift nun in diesen Determinationsprozess ein und verschiebt das normale Gleichgewicht zwischen Chorda und Somiten völlig zugunsten des Mesoderms. Dieser Vorgang spielt

Tabelle 1. *(Erklärung s. S. 10)*

Entwicklungsperiode	Differenzierungspotenzen des Organisatormaterials: a) Passive Differenzierungsmöglichkeiten.	b) Aktive Differenzierungstendenzen.	Topographische und funktionelle Charakterisierung.
Vom befruchteten Ei bis zur beginnenden Gastrula.	Organisatorteile als Transplantate weitgehend vertauschbar, reiche Reaktionsmöglichkeiten. Sogar zu Epidermis oder Neuralmaterial bestimmbar (Lopaschov, Töndury).	Teile als Isolate differenzierungsfähig (Chorda, Muskulatur — ev. Nervengewebe), starke Differenzierungstendenzen ohne strenge Lokalisation. Keine mosaikartige Selbstdifferenzierung der praesumptiven Anlagen.	Starke verschiedenartige Differenzierungstendenzen (morphogenetische Funktionen) ohne deutliche Zuordnung zu bestimmten Teilbezirken. Der praesumptive Chordamesodermbereich befindet sich zum grossen Teil in einem einheitlichen m o r p h o g e n e t i s c h e n F u n k t i o n s z u s t a n d.
Von der Junggastrula bis zum Stadium des Dotterpfropfes.	Zunehmende Einschränkung der Vertauschbarkeit von praesumptivem Chorda- und Somitenmaterial.	Zunehmende Lokalisierung der Chorda- und somitenbildenden Tendenzen in bestimmten Arealen. Zuhnemende mosaikartige Selbstdifferenzierung der praesumptiven Anlagen.	Herausbildung von unscharf begrenzten T e i l b e z i r k e n mit bestimmten organbildenden Funktionen im noch einheitlichen Urdarmdach. Bildung eines immer stabileren m o r p h o g e n e t i s c h e n F u n k t i o n s k o m p l e x e s.
Von der Spätgastrula bis zur Neurula.	Vertauschbarkeit Chorda-Mesoderm aufgehoben, im Mesoderm z.T. noch erhalten (z. B. Urnierenmaterial).	Mosaikartige Selbstdifferenzierung von Teilen der gesonderten Organbezirke (Chorda, Somiten).	Bildung von scharf begrenzten Teilgebieten mit charakt. morphogen. Funktionszuständen bezw. Komplexen in den morphologisch abgegrenzten Organbezirken. A u f t e i l u n g des ursprünglichen F u n k t i o n s k o m p l e x e s d e s O r g a n i s a t o r s.

Erklärung zu Tabelle 1.

Die Entwicklung des praesumptiven Chordamesodermmaterials (des Organisators) bei *Triton* vom Ei bis zur Neurula. Charakterisierung der Entwicklungsetappen im Anschluss an RAVEN (Roux' Arch. 132, 1935) durch die aktiven und die passiven Differenzierungspotenzen. Die Vertauschbarkeit des Materials im Transplantat gibt Aufschluss über die passiven Differenzierungsmöglichkeiten, die Herausbildung herkunftsgemässer Differenzierungen im Transplantat oder im Isolat zeigt die Stärke der aktiven Differenzierungstendenzen. Berücksichtigt wurden Resultate von BAUTZMANN, HOLTFRETER, LOPASCHOV, B. MAYER, TÖNDURY, sowie eigene Beobachtungen.

Die komplizierten Verhältnisse, welche die neueren Beobachtungen in der Entwicklung des Organisatormaterials aufgedeckt haben, können durch das Begriffspaar « determiniert » — « nicht determiniert » nur ungenügend charakterisiert werden. Das Bestreben nach topographischer und funktioneller Kennzeichnung der einzelnen Entwicklungsphasen hat zu den hier formulierten Bezeichnungen geführt. Da die Begriffe « Feld » und « Zentrum » von den verschiedenen Autoren eine nicht immer eindeutige Verwendung erfahren haben, und diese Begriffe ausserdem den tatsächlichen Verhältnissen manchmal nicht adaequat sind, wurden sie in die hier vorgeschlagene Terminologie nicht miteinbezogen.

sich ab, wenn das Organisatorgewebe bei der Gastrulation die Urmundlippe passiert.

Es wurde durch verschiedene Autoren (WOERDEMAN, Proc. Ac. Sci. Amsterdam, 36, 1933. HEATLEY zit. in: WADDINGTON, NEEDHAM und BRACHET, Proc. Roy. Soc. London, B. 120, S. 189, 1936) gezeigt, dass in der gleichen Periode im einwandernden Organisatormaterial ein starker Glykogenabbau erfolgt. Die kausale Beziehung dieses Glykogenabbaus zur sensibeln Phase ist freilich noch unklar.

Immerhin zeigt die Gesamtheit dieser Befunde, dass sich im Organisatormaterial in einer recht kurzen Entwicklungsphase eine Reihe wesentlicher Zustandsänderungen abspielen: die Herausbildung der chorda- und mesodermbildenden Areale im Funktionskomplex des Organisators, eine rasch vorübergehende Ansprechbarkeit auf die Li-Wirkung und ein intensiver Glykogenschwund. Es erscheint aussichtsreich in diesem Falle den Beziehungen zwischen biochemischen und morphogenetischen Funktionszuständen des Organisators weiter nachzugehen.

Die Erscheinung, dass morphogenetische Funktionszustände in bestimmten, oft recht kurzen Phasen besonders empfindlich gegenüber chemischen Wirkungen sind, wurde verschiedentlich nach-

gewiesen. Ohne auf weitere Beispiele einzugehen, sei noch erwähnt, dass auch morphogenetische Funktionszustände, die durch Gene beeinflusst werden, z.T. ebenfalls sehr charakteristische sensible Phasen aufweisen können (vgl. Literatur in LEHMANN, Naturwiss., S. 403, 1936). Alle Befunde weisen darauf hin, dass in den sensiblen Phasen ein Gewebe von einem Funktionszustand in einen andern übergeht und dass diese Uebergangsphase sich in morphogenetischer wie in biochemischer Hinsicht durch besondere Labilität auszeichnet.

Dieses Prinzip der phasenspezifischen Empfindlichkeit formbildender Prozesse scheint auch im Pflanzenreiche eine Rolle zu spielen. Es sei hier nur an die Feststellungen von KLEBS (Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen, Jena 1903), erinnert, der die Blütenbildung von *Sempervivum* untersuchte und hier drei verschiedene Phasen feststellte, die in ganz verschiedener Weise von den Aussenbedingungen abhängig sind.

4. Die Induktion morphogenetischer Funktionszustände durch chemische Wirkungen embryonaler Organe.

Wir haben bis jetzt zwei wesentliche Erscheinungen in der chemischen Beeinflussbarkeit von Formbildungsvorgängen kennen gelernt. 1. Die Ueberführung eines morphogenetischen Funktionszustandes in einen anderen durch chemische Wirkungen. 2. Die phasenspezifische Empfindlichkeit gewisser Funktionszustände. Diese beiden Erscheinungen werden wir wieder finden bei Formbildungsprozessen, die durch chemische Wirkungen embryonaler Organe aktiviert werden bzw. induziert werden. Durch die bis jetzt besprochenen Tatsachen wird uns die Eigenart des Induktionsgeschehens verständlicher werden.

Ein relativ gut untersuchtes Beispiel ist die Bildung der Neuralplatte, der Anlage des Nervensystems beim Amphibienkeim. In den Versuchen HOLTFRETERS (Verh. deutsch. Zool. Ges. S. 163, 1931) wurde das künftige Neuralplattenektoderm der jungen Gastrula isoliert in steriler Salzlösung gezüchtet. Unter diesen Umständen zeigt es in maximal 10% der Fälle nervöse Differenzierung [1]. Wird es dagegen im Kontakt mit Organisatorgewebe

[1] Diese Befunde HOLTFRETERS können wohl kaum anders gedeutet werden, als dass sich bereits das nichtunterlagerte Ektoderm der jungen Gastrula in

gezüchtet, dann erwirbt es sich in allen Fällen die Fähigkeit zur Bildung von Nervengewebe. Normalerweise kommt das Ektoderm während der Gastrulation mit dem unterlagernden Organisatormaterial in Kontakt und entwickelt nun unter dem induzierenden Einfluss einen intensiven neuralen Funktionszustand. Daraus entwickelt sich dann ein einheitlicher neuraler Funktionskomplex, in dem in zunehmendem Masse das Muster der einzelnen Teilbezirke des Nervensystems und seiner Annexe (Augen, Ganglienleiste) herausgebildet wird (S. Tabelle 2).

Verschiedene Forscher [1] haben bewiesen, dass dieser neurale Funktionszustand im Ektoderm der Gastrula durch stoffliche Wirkungen hervorgerufen wird, die vom Organisatorgewebe ausgehen. Später stellte es sich heraus, dass eine ganze Reihe von Substanzen auf das Gastrulaektoderm neuralinduzierend wirken können: Aetherlösliche Substanzen: Oelsäure, Linolensäure, 1-9-Dimethylphenanthren. Wasserlösliche Substanzen: Muskeladenylsäure, Nukleoproteidfraktionen, Methylenblau.[2] Die physiologische Wirkung des Organisatorstoffes ist demnach imitierbar. Die Spezifität der neuralen Reaktion liegt weitgehend im reagierenden Ektoderm. Nur während einer kurzen Phase hat das Ektoderm die Fähigkeit, nach chemischer Beeinflussung den neuralen Funktionszustand zu bilden; die Reaktion ist demnach streng phasenspezifisch. Einzig die Ausdehnung der entstehenden Neuralplatte steht in einer etwas engeren Abhängigkeit von den chemischen Wirkungen und zwar

---

einem, allerdings s e h r s c h w a c h e n neuralen Funktionszustand befindet. Merkwürdigerweise ist dieser Schluss weder von HOLTFRETER selbst, noch von anderen Autoren gezogen worden, obwohl auch die genauere Betrachtung von HOLTFRETERS Zahlen vermuten lässt, dass es sich hier wohl kaum um Zufallsbefunde handelt. Junges nichtunterlagertes Gastrulaektoderm aus dem Zentrum des praesumptiven Neuralmaterials lieferte in 10% der Fälle in »winzigen Spuren Nervenzellen«: Explantate aus dem epidermisnahen Bereich des praesumptiven Neuralmaterials ergaben das gleiche Resultat nur in 3% der Fälle. Praesumptive Epidermis bildete unter denselben Bedingungen nie Nervenzellen! Wenn auch die so nachgewiesenen neuralen Tendenzen sehr schwach sind, so geht es doch keinesfalls an, sie zu vernachlässigen, solange diese erwähnten Befunde nicht widerlegt werden können.

[1] FISCHER u. WEHMEIER, HOLTFRETER, WADDINGTON u. NEEDHAM. Lit. s. LEHMANN, Naturwiss. 402, 1936.

[2] Mit Ausnahme des Methylenblaus wirken die genannten Substanzen nur, wenn sie durch eine Trägersubstanz mit dem Ektoderm in Kontakt gebracht werden. Einzig das Methylenblau wirkt als Lösung aktivierend, sobald die Innenfläche des Ektodermstückes der Farblösung zugewandt ist, von dieser gefärbt werden kann (WADDINGTON, u. a. l. c.), und nachher im Blastocoel weiter gezüchtet wird.

TABELLE 2.

Entwicklungsperiode.	Differenzierungspotenzen des praesumptiven Neuralmaterials:		Topographische und funktionelle Charakterisierung.
	a) Passive Differenzierungsmöglichkeiten.	*b*) Aktive Differenzierungstendenzen.	
Vom Ei bis zur jungen Gastrula.	Kann Gewebe aller Keimblätter bilden.	Sehr schwach neural (HOLTFRETER), stärker epidermal.	Sehr schwacher neuraler Funktionszustand. Bereitstellung einer starken neuralen Reaktionsbereitschaft gegenüber Induktionswirkungen.
Periode der Induktionswirkung des Organisators: mittlere Gastrula bis Endgastrula.	Abnahme der Vertauschbarkeit neural-epidermal. (LEHMANN 1929).	Wesentliche Verstärkung der neuralen Tendenzen (MANGOLD 1929, RAVEN 1935).	Induktion eines intensiven neuralen Funktionszustandes; keine scharfe Grenze gegen die Epidermis, schwache Lokalisierung der Teilbezirke.
Periode der Rückenrinne bis zur Neuralplatte.	Neuralmaterial nicht mehr mit Epidermismaterial vertauschbar. Innerhalb Neuralplatte sind Teilbezirke noch vertauschbar (LEHMANN 1929, ALDERMAN 1935).	Starke Differenzierungstendenz. Regional verschieden (MANGOLD 1929, RAVEN 1935).	Neuraler Funktionskomplex in der scharf begrenzten Neuralplatte. Herausbildung von vertauschbaren Teilbezirken mit bestimmten organbildenden Funktionen, unter Mitwirkung des Urdarmdachs.
Periode der Neuralwülste bis zur Larve.			Es folgt die Organo- und Histogenese.

Die Entwicklung der morphogenetischen Funktionen im Bereich des praesumptiven Neuralmaterials von *Triton*. Zusammengestellt auf Grund der Befunde von LEHMANN (Roux' Arch. 117, 1929; Biol. Zentralbl.,

53, 1933), RAVEN (Roux' Arch. 132, 1935) u.a. Vergl. die Bemerkungen zu Tabelle 1. Dass der im Ektoderm induzierte neurale Funktionszustand nur auf der Freisetzung der « Evocator »-Substanz im Ektoderm beruht, wie NEEDHAM und WADDINGTON annehmen (Proc. Roy. Soc. London, B. 120, S. 194, 1936), lässt sich heute kaum durch eindeutige Befunde belegen. Welche Rolle chemische Faktoren bei der Genese des eigentlichen neuralen Funktions*komplexes* spielen, ist noch gänzlich unbekannt. Es ist bemerkenswert, dass es nur unter besonderen Umständen gelingt, intermediäre histogenetische Typen, die im Charakter zwischen Neural- und Epidermismaterial stehen, zu erhalten (LEHMANN, 1929, l.c. und HOLTFRETER, Roux' Arch. 127, S. 730 ff.). Die Erzeugung eines zwischen neural und epidermal intermediären Funktionszustandes scheint demnach viel schwerer zu gelingen als die Erzeugung des epidermalen oder des neuralen Funktionszustandes.

von ihrer Topographie. Langgestreckte Induktionsstoffträger induzieren lange Platten (WOERDEMAN, Proc. Acad. Sci. Amsterdam 39, S. 312, 1936), scheibenförmige kurze und weite Neuralplatten.

Solche Induktionsvorgänge sind in mehreren Fällen nachgewiesen worden. So entsteht die Linse des Auges im Gefolge eines Induktionsvorganges (SPEMANN u.a.). Wenn der Augenbecher als Ausstülpung des Vorderhirns in Kontakt gelangt mit der darüberliegenden Epidermis, dann wird dort der Linsenbildungsprozess induziert. Dieser Prozess läuft nur dann normal ab, wenn die Vorbereitung des Funktionszustandes vor der Kontaktwirkung in normaler Weise erfolgt. Durch chemische Mittel, in diesem Falle Chloreton, kann jedoch diese vorbereitende Phase verändert werden. Je nach der wirkenden Konzentration wird die Reaktionsbereitschaft der linsenbildenden Region immer stärker reduziert, so dass auch bei normaler Induktionswirkung des Augenbechers zu kleine Linsen gebildet werden. Diese Reaktion ist in hohem Masse temperaturabhängig (LEHMANN, Roux' Arch., 134, 1936).

So sehen wir, dass die Grundlage des Induktionsgeschehens von zwei Seiten her mit chemischen Faktoren analysiert werden kann: 1. Die Vorbereitung der Reaktionsbereitschaft im Substrat gegenüber der Induktionswirkung. 2. Die Auslösbarkeit des morphogenetischen Funktionszustandes durch verschiedenartige Induktionsstoffe.

Auch bei Pflanzen scheinen Induktionen durch chemische Wirkungen möglich zu sein. So wird von HEINRICHER angegeben, dass die Bildung von Haustorien bei Rhinantheen bei Kontakt mit

fremden Wurzeln ev. auf chemische Wirkungen hin erfolge. (WINKLER, Entw. physiol. d. Pflanzen. Handwörterbuch d. Naturwiss., II. Aufl., Bd. III, S. 627.)

5. Die morphogenetischen Funktionskomplexe und ihre Beziehung zu den Vorgängen der Zellteilung.

Wir haben bis jetzt verschiedene Beispiele besprochen, die zeigen, in welcher Weise Organbildungsprozesse zurückgeführt werden können auf komplexe Funktionszustände ganzheitlicher Art in den betreffenden Anlagenbezirken des tierischen Keimes. Die Funktion solcher Anlagebezirke kann in bestimmter Weise durch chemische Faktoren umgestimmt bzw. aktiviert werden (vgl. Tabelle 3).

TABELLE 3.

Wichtige Perioden in der Entwicklung von Organen aus regulationsfähigem Anlagematerial, das keine sichtbaren Merkmale der Differenzierung zeigt. Es durchläuft folgende aufeinanderfolgenden Etappen:

1. (Diese Etappe nur bei induzierten Organen) Bereitstellung eines Areals mit phasenspezifischer Reaktionsbereitschaft gegenüber der induzierenden Wirkung von Nachbarorganen. Geht nach der Induktion in den Zustand 2 über.

2. Keimareal (z.B. Organisatormaterial, vegetatives Material des Seeigelkeimes) besitzt (schon vom Eistadium an) deutliche, oft verschiedenartige Differenzierungstendenzen, ohne nachweisbare Lokalisierung der Einzeltendenzen und ohne scharfe Begrenzung innerhalb des Eiganzen = Areal mit bestimmten morphogenetischem Funktionszustand. Ein solches Areal mit analogem Funktionszustand kann auf späteren Stadien durch induzierende Faktoren hervorgerufen werden (z.B. Neuralmaterial der Amphibien, s. auch Zustand 1). Umstimmbarkeit des morphogenetischen Funktionszustandes durch induktive und chemische Faktoren möglich (Seeigel, Amphibien).

3. Entstehung eines Musters von verschiedenen, anfänglich noch unscharf und labil lokalisierten morphogenetischen Funktionsbezirken im Areal des einheitlichen Funktionszustandes = Bildung eines morphogenetischen Funktionskomplexes (Abnahme der Vertauschbarkeit, Steigerung der Selbstdifferenzierungsfähigkeit) (Genese des Funktionskomplexes chemisch beeinflussbar, z.B. Chordabildung im Organisator).

4. Organologische Sonderung mit folgender histologischer Differenzierung-Organo- und Histogenese. (Beeinflussbarkeit durch Kernfaktoren in verschiedenen Fällen experimentell nachgewiesen, Literatur s. LEHMANN, Die Naturwiss., 1936, S. 405/6).

Stehen nun diese Funktionszustände in bestimmter Beziehung zu den einzelnen Zellbestandteilen, die das Areal einer Anlage aufbauen? Verschiedene Beobachtungen scheinen darauf hinzuweisen, dass diese Funktionszustände eine kombinative Einheitsleistung des Zellverbandes sind, aber nicht mosaikartig an einzelne Zellen gebunden sind. Embryonale Zellen als Einzelindividuen scheinen sehr wenig leistungsfähig zu sein. Nach A. FISCHER (Verh. deutsch. Zool. Ges. 1933, S. 90) sind sie einzeln in Gewebekulturen nicht lebensfähig und gehen nach einer Weile zu Grunde. Besonders auf jüngeren Stadien sind transplantierte kleinere Zellgruppen nicht imstande, sich gegen andersartige Tendenzen der Nachbarschaft durchzusetzen; sie werden von der Nachbarschaft umgestimmt. Verminderung oder Vermehrung der Zellzahl stört die proportionierte Leistung eines morphogenetischen Funktionskomplexes nicht. So herrschen in solchen frühembryonalen Territorien Funktionszustände, denen die einzelnen Zellen untergeordnet sind. Das Zustandekommen einer funktionellen Einheit im Zellverband wird wahrscheinlich gewährleistet durch ein gut entwickeltes System plasmatischer Zellgrenzflächen. Die Plasmahüllen der embryonalen Zellen sind zu einem kontinuierlichen Wabenwerk verschmolzen, sowohl bei Echinodermen (MOORE, Archives de Biol. 42, 1931), als auch bei Amphibien (LEHMANN, Roux' Arch. 125, 1932).

Diese Tatsachen lassen schon vermuten, dass eine selektive Beeinflussung der Zellteilung die Formbildung nicht zu verändern braucht. Das ist auch der Fall. Besonders HAMMETT hat den Einfluss zellteilungsfördernder und -hemmender Substanzen untersucht. HAMMETT und Mitarbeiter haben vor allem organische Schwefelverbindungen auf verschiedene tierische Gewebe wirken lassen. So wurden untersucht: In Entwicklung begriffene Polypenköpfe der Hydrozoe *Obelia*, Regenerationsgewebe des Einsiedlerkrebses, Haut des Meerschweinchens und Adenokarzinom der Maus (Protoplasma 13, 1931; 17, 1932; 19, 1933).

In allen Versuchen zeigten die organischen Sulphydrylver-

bindungen eine kräftige teilungsfördernde Wirkung, während die organischen Sulphoxydverbindungen teilungshemmend wirkten. Dabei sind spezifische morphologische Wirkungen nicht zu beobachten, abgesehen von einer allgemeinen Zellvermehrung bzw. -Verminderung der behandelten Gewebe.

Die Beobachtung, dass der Zellteilungsrhythmus durch normalerweise vorkommende Sulphoxyd- bzw. Sulphydrylverbindungen beeinflusst werden kann, ist deshalb von Bedeutung, weil hier eventuell Hinweise vorliegen auf normale Faktoren, die die Zellteilung regulieren. Diese Tatsachen haben Rapkine (Ann. de Physiol. et de Phys.-Chem. Biol. 7, 1931) veranlasst, eine Theorie der Rolle der Schwefelverbindungen bei der Zellteilung aufzustellen. Als ebenso interessant muss der Umstand festgehalten werden, dass eine reine Stimulation der Zellteilung die grösseren morphologischen Vorgänge wenig zu verändern scheint. Sie sind offenbar an andere physiologische Grundlagen gebunden.

6. Gibt es eine Stoffspezifität in der Beeinflussbarkeit embryonaler Funktionszustände ?

Wir haben gezeigt, dass eine grundlegende Veränderung von Formbildungsvorgängen besonders dann möglich ist, wenn das Anlagematerial eines Organkomplexes noch vor Beginn der Formbildung in einer sensibeln Phase der Einwirkung von wirksamen Substanzen unterworfen wird. Sind diese morphogenetischen Wirkungen als irgendwie spezifisch zu bezeichnen, in dem Sinne, dass zwischen chemischen Eigenschaften und morphogenetischer Wirksamkeit ein Zusammenhang besteht ? Eine eindeutige Antwort kann noch nicht gegeben werden, da bisher nur relativ wenige Substanzen auf ihre Wirksamkeit untersucht wurden. Die bisherigen Beobachtungen zeigen immerhin schon für einzelne Fälle, dass chemisch recht verschiedenartige Substanzen auf ein und denselben Entwicklungsvorgang gleichsinnig wirken können. Wir erinnern an die Gruppe der neuralinduzierenden Stoffe. Diese Imitierbarkeit der Stoffwirkungen spricht nicht für eine strenge Spezifität chemischer Wirkungen im Embryo. Vielmehr müssen verschiedene Stoffe, oft von sehr abweichender Konstitution, auf Grund ihrer morphogenetischen Wirkung in einer Gruppe zusammengefasst werden. Aehnliche Erfahrungen

wurden gemacht bei der Analyse der biologischen Wirksamkeit der Schmeckstoffe und chemischer Substanzen mit Hormonwirkungen. Worin die materiellen Grundlagen für die Gemeinsamkeit der Wirkungsweise im biologischen Substrat zu suchen sind, kann heute noch nicht gesagt werden, da die Angriffspunkte an den Enzymsystemen und anderen physikochemischen Systemen der Zellen zu wenig bekannt sind.

Bei der weiteren Analyse des Problems der Wirkungsspezifität müssen wohl folgende 2 Gesichtspunkte beachtet werden: 1. Wir können dann von Wirkungsspezifität sprechen, wenn sehr geringe Quanten eines Stoffes einen spezifischen Funktionszustand aktivieren. 2. Wenn nur ein einziger Stoff den betr. Funktionszustand zu aktivieren vermag. Das Maximum von Spezifität ist dann erreicht, wenn nur e i n Stoff in minimen Quanten wirksam ist. Von diesem Extrem aus lässt sich wohl schon heute eine abgestufte Reihe von Fällen darstellen, bei denen in qualitativer wie in quantitativer Hinsicht die Spezifität der stofflichen Wirkungen abnimmt.

Es kann für die weitere Analyse von Funktionszuständen geradezu der Spezifitätsgrad ihrer Aktivierbarkeit als physiologisches Charakteristikum eingeführt werden. Denn die Natur der aktivierenden Stoffe gibt Hinweise auf die biochemischen Grundlagen des betr. Funktionszustandes. Besonders zu beachten ist in dieser Hinsicht der Schwellenwert der Wirksamkeit, die Variabilität der ausgelösten Reaktion bei demselben Test. Von wesentlicher Bedeutung ist es schliesslich noch, die Reaktion verschiedener Tests auf dieselben Wirkungen zu vergleichen. Jedenfalls ist die ursprüngliche Frage bei einer Stoffwirkung: spezifisch oder nicht ? zu ersetzen durch die Frage nach dem G r a d der Wirkungsspezifität.

7. Morphogenetische Reaktionen differenzierter Gewebe auf Hormonwirkungen.

Nicht nur in der Imitierbarkeit der Wirkung bestehen Analogien zwischen der Wirkungsweise der Hormone und chemischer Substanzen in der Embryonalentwicklung. Auch die Hormone aktivieren zum Teil recht komplizierte morphogenetische Prozesse. Besonders augenfällig ist diese Analogie in der bekannten Meta-

morphosewirkung des Thyroxins. Die Entwicklung der Kaulquappe zum jungen Frosch bedingt eine tiefgreifende Umwandlung verschiedener Organsysteme, z.B. der Mundregion, der Kiemenregion und des Darmkanals. Diese Umwandlungsprozesse setzen nur bei Vorhandensein des Thyroxins im Blute ein. Der erforderliche morphogenetische Funktionszustand in den betreffenden Organen ist auf die Thyroxinwirkung angewiesen. Aber die spezifische Formbildungsleistung wird durch die Natur der reagierenden Gewebe bestimmt. Also auch hier chemische Aktivierung weitgehend vorbereiteter Funktionszustände. Welche biochemischen Prozesse in den metamorphosierenden Organen ausgelöst werden, ist noch grossenteils unbekannt.

8. Die Physiologie der Formbildung als Brücke zwischen Morphologie und Biochemie.

Diese Erörterungen dürften gezeigt haben, auf welchem Wege eine Synthese zwischen morphologischer und biochemischer Forschung angestrebt werden kann, und zwar speziell auf dem Gebiet der tierischen Embryologie. Wir können nicht, wie das heute auch noch von einzelnen Forschern versucht wird, ausgehen von den Beobachtungen der deskriptiven Morphologie einerseits und der Chemie zellulärer Elementarvorgänge andererseits. Wir müssen zunächst die rein biologischen Prinzipien herausarbeiten, welche die Physiologie der Formbildung beherrschen, ein Gedanke der auch von dem Biochemiker NEEDHAM (Nature 134, S. 275. 1934) betont wurde. Wir haben gesehen, dass Formbildungsvorgänge bei verschiedenen Typen des Tierreiches auf komplexe Funktionszustände ganzheitlicher Art im Anlagematerial zurückgehen. Morphogenetische Funktionszustände und -komplexe sind hier Hauptfaktoren der Formbildung.

Die Physiologie dieser Funktionszustände vermag vielleicht eine Brücke zwischen Morphologie und Biochemie zu bilden. Denn einerseits analysiert diese Forschungsrichtung die Hauptfaktoren der Formbildung und andrerseits untersucht sie die Abhängigkeit dieser Funktionszustände von bestimmten materiellen Bedingungen im Anlagematerial. Auch bei pflanzlichen Gebilden komplizierter Struktur, wie Blüten und Blätter, erschien mir diese doppelte Fragestellung einerseits nach der zeitlichen und räumlichen

Lokalisation der Formbildungskräfte in der undifferenzierten Anlage und andererseits nach den materiellen Bedingungen dieser Kräfte recht anregend.

So lange allerdings die Enzymchemie und die physikalische Chemie der lebenden Substanz noch vor so vielen ungelösten Rätseln stehen, wird man mit der Erforschung der materiellen Bedingungen der Formbildung nur mühsam vorwärts kommen. Denn man muss nicht nur die Natur der Enzymsysteme sondern auch ihre räumliche Ordnung, ihre Struktur und Organisation — kurz die wesentlichen topochemischen Prinzipien — erforschen, um die gesuchten Zusammenhänge aufzuklären.

Nicht allein auf diesem rein biochemischen Gebiete stehen der Forschung noch grosse Hindernisse im Wege. Mindestens ebenso grosse Schwierigkeiten wird die Frage bieten, in welcher Weise die Erbfaktoren die materiellen Grundlagen der Formbildung beeinflussen.

Diese Hinweise mögen genügen, um uns vor allgemeineren Theorien über die stofflichen Grundlagen der Formbildung zu warnen. Solche Theorien sind heute noch nicht möglich. Wir müssen uns darauf beschränken, diejenigen experimentellen Möglichkeiten weiter auszubauen, die eine Analyse der tierischen Formbildung gestatten. Die Möglichkeiten, welche heute die tierische Embryologie mit ihren Forschungsmethoden bietet, scheinen mir besonders dankbar zu sein. Denn sie regen dazu an, die Probleme in enger Zusammenarbeit verschiedener Forschungsrichtungen in Angriff zu nehmen. Auf unserem Gebiete werden neue Erkenntnisse nur dann möglich sein, wenn sich vergleichend-embryologische, experimentell-embryologische und biochemische Forscherarbeit in sinnvoller Weise zusammenfinden.

Tome 44, n° 2. — Janvier 1937.

Institut de Thérapeutique expérimentale de l'Université de Liége
Directeur : Professeur L. Dautrebande.

De l'influence de l'altitude sur la respiration des chiens privés de leurs sinus carotidiens

par le

Dr Georges DECHARNEUX

Des recherches faites au Flüela-Pass (Grisons, 2389 m.) en septembre 1933, et relatives à l'influence de l'altitude sur la respiration des Chiens privés de leurs sinus carotidiens, ont montré que, dans les conditions physiologiques où nous nous étions placé, et en dehors de toute narcose, le Chien privé de ses sinus carotidiens réagissait encore vivement au besoin d'oxygène par de la surventilation (1), contrairement à ce qu'avaient observé J. J. Bouckaert, L. Dautrebande et C. Heymans sur le chien anesthésié (6).

Nous avons pu renouveler nos expériences au laboratoire du Jungfraujoch (3457 m.) en septembre 1934, grâce à l'obligeance de M. le Directeur du Fonds National Belge de la Recherche Scientifique, de M. le Professeur Hess, de Zurich, et de M. le Professeur Dautrebande, à qui nous adressons ici tous nos remerciements.

Nous nous sommes servi de trois Chiens, dont deux étaient hypertendus depuis longtemps par section des deux nerfs de Hering et des deux nerfs de Cyon. Leur tension fréquemment enregistrée demeurait absolument stable et aux environs de 22 cm Hg. Le troisième Chien, normal, servait de témoin. Ils étaient l'un et l'autre en parfait état de santé et entraînés à l'extension sur la planche et à la ponction de l'artère fémorale, sans manifester aucun déconfort.

Chaque fois l'animal était fixé sur la planche et maintenu dans l'immobilité la plus complète, un quart d'heure au moins avant le début de chaque expérience. Le perfectionnement des installations du laboratoire du Jungfraujoch nous a permis, d'autre part, de tenir

les Chiens à la même température (12°) durant tout notre séjour dans la montagne. L'ascension depuis Bâle (297 m.) fut lente et progressive et dura douze heures environ. La pression moyenne approximative était au Jungfraujoch de 505 mmHg.

Nous avons, comme précédemment, déterminé la saturation oxyhémoglobinée et la capacité en CO^2 du sang artériel à l'aide de l'appareil à analyse des gaz du sang de Haldane. Ces déterminations ont été faites successivement avant notre départ de Liége et pendant notre séjour dans la montagne, jusqu'à stabilisation des résultats. Une nouvelle série de dosages a été entreprise pour chacun des animaux, dès notre rentrée à Liége.

Nous rapporterons dans les tableaux ci-dessous (A et B) les résultats obtenus chez les Chiens privés de leurs zones vasosensibles réflexogènes.

Tableau A (Chien Y).

On observe dans le tableau A l'existence d'un certain degré d'anoxémie qui se traduit par la chute de la saturation oxyhémo-

TABLEAU A. — *Chien Y*. Sang artériel.

Capacité oxygène Vol. %	Saturation oxyhémoglobinée Vol. %	Anhydride carbonique Vol. %	Dates
Liége, août 1934.			
23.976	94.34	47.97	6/8/34
23.709	94.69		
22.988	93.57	48.50	9/8/34
23.348	93.60		
22.600	96.88	47.24	11/8/34
22.600	96.48		
21.401	95.06	46.92	23/8/34
21.401	95.20		
Jungfraujoch, septembre 1934 (3457 m.).			
19.354	83.15	36.84	5/9/34
19.354	83.23		
19.600	84.07	40.36	8/9/34
19.525	82.74	39.00	11/9/34
19.525	82.92		
21.000	85.32	44.22	17/9/34
21.280	85.51		
21.127	83.58	44.14	21/9/34
21.012	83.49		
Liége, après retour, octobre 1934.			
21.096	96.20	43.38	26/9/34
20.460	96.67	46.60	9/10/34
19.712	96.10	45.91	16/10/34

globinée, accompagnée d'une chute du CO^2 artériel. Ces phénomènes sont passagers toutefois. Après quelques jours, le CO^2 du sang artériel augmente progressivement pour atteindre en une dizaine de jours un plateau qui persiste, tout en demeurant inférieur au niveau de la plaine. La saturation oxyhémoglobinée ne varie guère durant le séjour dans la montagne. Il en est de même de la capacité en O^2 et du taux de l'hémoglobine du sang de l'animal.

Quelques jours après notre retour à Liége, la capacité en O^2 du sang artériel tend à diminuer, les chiffres de la saturation oxyhémoglobinée et du CO^2 du sang artériel retournent progressivement vers la normale, qu'ils atteignent après une quinzaine de jours.

Nous retrouvons dans le tableau B des résultats à peu près identiques.

Tableau B (Chien P).

Il est intéressant néanmoins d'insister sur la forte concentration du CO^2 du sang artériel du Chien P avant notre départ (concentration qui peut être due à des phénomènes d'emphysème pulmonaire) et d'attirer l'attention, d'autre part, sur la chute considérable qu'il subit au cours de notre ascension [1]. Après quelques jours, le CO^2 du sang artériel augmente progressivement jusqu'à l'obtention d'un plateau qui demeure inférieur à celui de la plaine. La saturation oxyhémoglobinée, au contraire, après être restée assez stable pendant huit jours environ, tend à diminuer progressivement, notre sujet donnant tous les signes d'un manque complet d'acclimatation. Nous avons, en effet, relevé des vomissements, des syncopes et des troubles digestifs graves qui cessèrent immédiatement le jour où l'animal redescendit dans la plaine. On observe toutefois, chez lui, une légère augmentation de la capacité en O^2. Quarante-huit heures après avoir quitté la montagne, le Chien revint à Liége en parfait état de santé.

De semblables résultats n'acquièrent néanmoins leur pleine valeur que lorsqu'ils sont comparés à ceux fournis par l'animal normal témoin. Nous rapportons dans le tableau C les chiffres obtenus par l'analyse du sang artériel du Chien témoin placé dans les mêmes conditions d'expériences que les précédents.

---

[1] Le Chien P nous avait déjà servi de sujet d'expérience, lors de notre séjour au Flüela-Pass en septembre 1933. A cette époque la concentration en CO^2 du sang artériel de cet animal était d'environ 10 vol. % moins élevée.

TABLEAU B. — *Chien P.* Sang artériel.

Capacité oxygène Vol. %	Saturation oxyhémoglobinée Vol. %	Anhydride carbonique Vol. %	Dates	
		Liége, août 1934.		
18.804	95.51	59.07	7/8/34	
18.627	95.52			
18.460	95.87	58.37	10/8/34	
19.074	95.83			
18.573	94.96	58.82	13/8/34	
18.663	94.51			
17.550	94.49	59.19	16/8/34	
18.000	95.60			
16.668	94.51	58.72	24/8/34	
16.848	94.70			
		Jungfraujoch, septembre 1934 (3457 m.).		
19.908	85.07	40.50	4/9/34	
19.908	84.48			
19.312	80.07	45.73	7/9/34	
19.328	79.77			
19.810	86.86	43.58	10/9/34	
20.093	85.88			
21.411	83.38	45.63	14/9/34	Sync.
21.685	82.77			Vom.
21.018	80.44	45.31	15/9/34	Sync.
20.905	80.88			Vom.
20.184	79.35	44.03	18/9/34	Sync.
20.634	78.63	45.00	21/9/34	Sync.
20.520	78.46			
		Liége, après retour, octobre 1934.		
19.340	98.20	51.37	26/9/34	
20.240	94.92	56.45	5/10/34	
17.765	96.18	58.97	10/10/34	

L'animal est en parfait état de santé.

Tableau C (Chien N).

Nous relevons des phénomènes analogues à ceux précédemment décrits chez l'animal hypertendu: une chute considérable de la saturation oxyhémoglobinée et du CO^2 artériel, avec ultérieurement hausse lente et progressive de ces derniers jusqu'à des concen-

trations qui demeurent stables durant tout le séjour au Jungfraujoch. Les chiffres de la saturation oxyhémoglobinée sont notablement inférieurs à ceux de la plaine et ne varient guère. On relève toutefois une légère augmentation de ces derniers après quatre à cinq jours. Le CO^2 du sang artériel reste également sous la normale comme chez les Chiens hypertendus. On observe une légère augmentation de la capacité en O^2 et du taux de l'hémoglobine du sang.

Ces phénomènes tendent à disparaître dès la rentrée à Liége, la saturation oxyhémoglobinée et le CO^2 du sang artériel revenant à leur point de départ après une quinzaine de jours.

La seule différence à signaler n'est peut-être qu'une question de degré dans la chute de la saturation oxyhémoglobinée, qui est moins accentuée chez le Chien normal.

Ainsi donc, privé ou non de ses sinus carotidiens et de ses nerfs

Tableau C. — *Chien N.* Sang artériel.

Capacité oxygène Vol. %	Saturation oxyhémoglobinée Vol. %	Anhydride carbonique Vol. %	Dates
	Liége, août 1934.		
24.435	95.65	44.52	27/8/34
24.678	96.18	46.14	30/8/34
24.221	96.10	44.65	31/8/34
	Jungfraujoch, septembre 1934 (3457 m.).		
19.389	86.16	33.97	6/9/34
19.108	86.54		
19.492	90.82	33.49	9/9/34
19.492	90.50		
19.490	89.78	38.64	13/9/34
19.500	89.84		
20.772	87.04	38.02	16/9/34
20.659	87.57		
20.841	89.93	37.17	20/9/34
20.670	89.85		
	Liége, après retour, octobre 1934.		
20.100	97.40	37.05	27/9/34
19.952	96.61	44.95	8/10/34
19.900	96.00	45.21	15/10/34

de Cyon, l'animal réagit au besoin d'O^2 par une chute de CO^2 artériel qui ne peut s'expliquer que par la surventilation. L'animal s'acclimate progressivement toutefois et le CO^2 artériel augmente jusqu'à l'obtention d'un plateau qui persiste durant tout le séjour dans la montagne. Ce plateau qui pour s'établir met cinq à six jours, peut rejoindre les chiffres de la plaine pour une altitude modérée, comme nous l'avons vu pendant notre séjour au Flüela-Pass, mais leur reste inférieur pour un besoin d'O^2 plus intense. Il en est de même de la saturation oxyhémoglobinée.

De façon générale, il semble qu'on puisse conclure que dans les conditions physiologiques où nous nous sommes placé et en dehors de toute narcose, le Chien privé de ses zones vasosensibles réflexogènes de l'aorte et de ses sinus réagit encore au besoin d'O^2. Parallèlement à la chute de la saturation oxyhémoglobinée, on observe un abaissement du CO^2 du sang artériel. Le Chien surventile donc. Le centre respiratoire chez cet animal est encore sensible à l'anoxémie.

Ceci ne veut pas dire, et nous avons précédemment déjà insisté sur la chose (1), que le centre est plus ou moins sensible que le sinus au besoin d'O^2 (les expériences de Gemmil et Reeves (2) prouvent d'ailleurs que les sinus carotidiens des animaux non anesthésiés jouent un rôle considérable dans la régulation de la respiration), mais que chez le Chien privé de ses sinus carotidiens et en dehors de toute anesthésie, le centre respiratoire réagit encore au besoin d'O^2. Ceci semble trouver une confirmation dans les travaux récents de Gemmil, Reeves et Geiling (3), Henderson et Greenberg (4), Winder, Winder et Gesell (5), qui admettent l'intervention d'un autre mécanisme que celui des sinus carotidiens dans la réponse de la respiration au besoin d'oxygène.

LISTE BIBLIOGRAPHIQUE

(1) G. Decharneux, C. R. Soc. Biol., t. CXVI, p. 352, 1934.

(2) Gemmil et Reeves, Amer. Journ. of Physiol., t. 105, p. 487, 1933.

(3) Gemmil, Reeves et Geiling, Amer. Journ. of Physiol., t. 109, p. 709, 1934.

(4) Henderson et Greenberg, Proc. amer. Physiol. Soc. Amer. Journ. of Physiol., t. 109, p. 54, 1934.

(5) Winder, Winder et Gesell, Proc. Amer. Physiol. Soc. Amer. Journ. of Physiol., t. 105, p. 101, 1933.

(6) J. J. Bouckaert, L. Dautrebande et C. Heymans. Proc. Physiological Society. Journ. of physiol. 1930, T. 71, p. V.

Tome 44, nº 3. — Janvier 1937.

Quelques Helminthes nouveaux et peu connus de la Musaraigne, *Crocidura russula* Herm.

(Deuxième partie, Nématodes et Acantocéphales)[1]

par

Ch. JOYEUX et Jean G. BAER

Avec la planche 1 et 7 figures dans le texte.

Introduction.

Dans la première partie de cette étude, nous avons décrit les Trématodes et les Cestodes trouvés chez la Musaraigne des jardins *Crocidura russula* Herm. Le présent mémoire traitera des Nématodes et des Acanthocéphales.

Nématodes.

Parastrongyloides winchesi Morgan, 1928.

Nous n'avons rencontré cet intéressant Nématode qu'une seule fois dans l'intestin d'une Musaraigne et nous confirmons en tous points les observations de Morgan (1928) qui a trouvé ces parasites, en Angleterre, chez *Sorex* sp. et chez *Talpa europea* L. Les échantillons provenant des Musaraignes sont constamment plus petits que ceux trouvés chez la Taupe, mais sans qu'il soit possible

[1] *Première partie:* Rev. suisse Zool., t. 43, p. 25-50, fig. 1-16, 1936.

d'observer d'autres caractères anatomiques pouvant justifier une espèce distincte. C'est la première fois que ce Nématode est signalé en dehors de l'Angleterre.

* * *

Les autres Nématodes étudiés appartiennent tous au genre *Capillaria* Zeder, 1800, dont les très nombreuses espèces sont réparties chez presque tous les Vertébrés. Les caractères anatomiques de ces Vers sont difficilement discernables; les mâles font très fréquemment défaut et il semble que les auteurs anciens aient parfois confondu plusieurs espèces entre elles.

Nos recherches ont permis de préciser plusieurs particularités anatomiques et de démontrer l'importance biologique de la localisation des parasites dans les organes de l'hôte. Il semble effectivement y avoir une organotropie particulière à chaque espèce étudiée, organotropie propre à l'espèce, c'est-à-dire, spécifique. Il n'y a par contre, aucune corrélation entre l'organe parasité par le Ver et l'anatomie de ce dernier, ainsi que l'avait pensé autrefois HALL (1916) en créant le genre *Hepaticola* Hall pour une espèce habitant le foie des Rongeurs. Il a fallu, faute de caractères suffisants, assimiler ce genre à *Capillaria*.

Capillaria splenaeca (Dujardin, 1843).

Syn. *Trichosoma splenaecum* Dujardin, 1843.
Calodium splenaecum (Dujardin, 1845).
Trichosoma splènacea Diesing, 1851.
Capillaria splenacea (Diesing, 1851), Travassos, 1915.

Cet intéressant parasite semble assez rare et ne paraît pas avoir été signalé souvent depuis sa description originale par DUJARDIN (1843). Les Vers s'observent sous forme de gros nodules blancs visibles à la surface de la rate (pl. 1, fig. 1). Une coupe à travers un de ces nodules (pl. 1, fig. 2) montre qu'ils sont constitués essentiellement par un enchevêtrement de Vers au sein même du tissu noble, accompagné d'un très grand nombre d'œufs pondus par les femelles. Il ne semble pas y avoir d'altération pathologique du tissu splénique (pl., 1, fig. 3).

En dilacérant avec soin ces petits nodules, il est parfois possible d'en extraire les Vers entiers, mais le plus souvent on n'en obtient que des fragments par ce procédé.

Nos échantillons correspondent bien à la description de DUJARDIN (1843). Nous n'avons trouvé qu'un seul mâle, long d'environ 14mm. Le diamètre au niveau de l'œsophage, est de 23 μ et dans la partie postérieure du Ver, de 35 μ. L'œsophage a environ 5mm de long. L'extrémité postérieure du mâle porte deux expansions membraneuses, longues de 81 μ, dont le

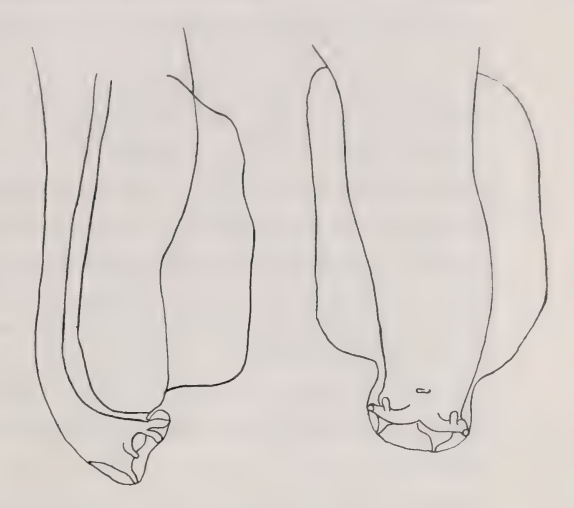


FIG. 1.
Capillaria splenaeca (Dujardin).
Bourse copulatrice du mâle; à gauche, de profil; à droite, vue par la face ventrale.

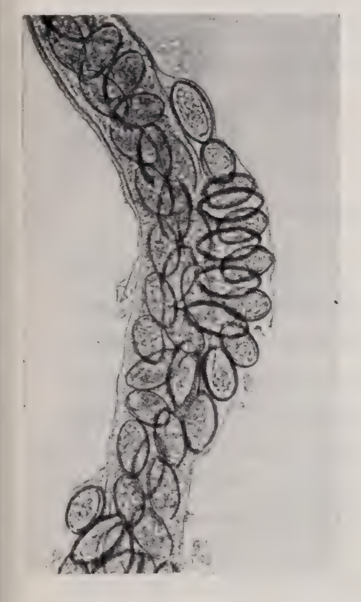


FIG. 2.
Capillaria splenaeca (Dujardin).
Photomicrographie d'une portion du Ver femelle, montrant les œufs agglomérés par le mucus à la surface du corps.

bord postérieur se trouve presque au même niveau que le pore génital. L'extrémité caudale est bifide (fig. 1), les deux papilles postérieures étant réunies par une membrane. Chacune de ces papilles porte une papille bifide, dirigée ventralement et une papille externe, latérale, visible de profil seulement (fig. 1). Le spicule a 760 μ de long; il est nettement chitinisé et se trouve dans une gaine plissée, apparemment plus longue que le spicule lui-même.

Les femelles ont environ 25 à 30mm de long. La tête mesure 7 μ de diamètre; le diamètre du Ver, au niveau de l'œsophage, est de 35 μ, et dans la partie postérieure du corps, de 76 à 81 μ. La queue est conique, l'anus sub-terminal. La vulve se trouve située de 50 à 60 μ en arrière

de la jonction de l'œsophage et de l'intestin. Elle est parfois entourée d'une matière mucoïde, mais ne semble pas présenter les mêmes caractères que chez *C. exigua* par exemple. Les œufs ont 76 μ sur 39 μ, leur surface ne présente pas d'irrégularités. On les trouve agglomérés à la surface des femelles, sur toute la longueur du corps, par cette matière mucoïde qui s'échappe de la vulve (fig. 2). Il est possible de voir cette matière mucoïde colorée, dans la coupe (pl. 1, fig. 3) au centre, englobant trois œufs. Les œufs mis en incubation ne se développent que très lentement. A 18° C., les embryons sont formés au bout de 78 jours seulement. Nous avons tenté en vain d'infester des Rongeurs (Rats et Souris) et des Insectivores (Hérissons) avec ces œufs contenant des embryons bien mobiles. Jusqu'ici, toutes nos expériences ont échoué, les œufs passant à travers le tube digestif de ces hôtes, sans être digérés. Un deuxième passage de ces mêmes œufs a abouti au même résultat.

Capillaria soricicola (Nishigori, 1924).

Syn. *Hepaticola soricicola* Nishigori, 1924.

Nous avons trouvé à plusieurs reprises une espèce de *Capillaria* qui avait envahi complètement le foie de certaines de nos Musaraignes (pl. 1, fig. 4). Il ne nous a cependant pas été possible d'obtenir même des fragments de ces Vers. Les exemplaires mâles font défaut et on ne trouve que des cadavres de femelles remplis d'œufs. Ces derniers ont 81 μ à 83 μ de long et 41 μ à 52 μ de diamètre; les variations extrêmes étant de 60 μ à 83 μ sur 37 μ à 52 μ. La coque externe est lisse, parcourue longitudinalement par des sillons sinueux allant d'un pôle à l'autre.

Dans le but d'obtenir des Vers adultes en infestant expérimentalement des petits Mammifères, nous avons fait incuber les œufs. Cette incubation se fait très lentement, comme nous l'avons déjà remarqué plus haut pour *C. splenaeca*. L'embryon se forme au bout de 80 jours environ, à 18° C.; il est bien mobile à l'intérieur de la coque, environ 60 jours plus tard. La larve, extraite de la coque par pression, a 160 μ à 176 μ de long et 9 μ à 12 μ de diamètre. Nous avons fait les mêmes constatations que pour *C. splenaeca* en cherchant à infester des Rongeurs et Insectivores autres que des Musaraignes. Les œufs n'éclosent pas dans le tube digestif de ces

hôtes. Aucune autopsie n'a permis de constater la présence de *Capillaria;* les organes des animaux en expérience ayant été dilacérés, écrasés entre lame et lamelle et examinés soigneusement sous la loupe binoculaire.

On ne connaît aujourd'hui qu'une seule espèce de *Capillaria* parasite du foie des Insectivores (Stiles et Stanley, 1932), à savoir *C. soricicola* (Nishigori, 1924) de *Sorex* sp. au Japon. Nous n'avons pu consulter le travail original de Nishigori, rédigé en japonais, mais seulement un résumé, en anglais, publié deux ans plus tard (Nishigori, 1926). Les mâles sont inconnus et les œufs mesurent 72 μ sur 29 μ. Dans un mémoire ultérieur, Uyeyama (1928) indique de nouvelles mesures pour *C. soricicola.* Il constate notamment que la taille des œufs varie de 64 μ à 75 μ sur 28 μ à 33 μ, variations qui, à peu de chose près, se superposent à celles que nous observons chez nos échantillons. L'auteur japonais constate également que la coque externe est lisse, parcourue de sillons longitudinaux. Ce dernier caractère, ainsi que la taille des œufs, différencie *C. soricicola* de *C. hepatica.*

Nishigori a aussi observé que l'incubation des œufs est très lente et il ne lui a pas été possible de faire évoluer les œufs chez des Souris et des Rats. Il a néanmoins constaté que certains embryons, ayant éclos, étaient arrivés dans la cavité péritonéale et pénétraient dans le foie par la surface de l'organe.

Dans une récente monographie sur les Capillariinés des Mammifères, Teixeira de Freitas et Lent (1936) assimilent *C. soricicola* à *C. hepatica.* Nous ne pouvons cependant admettre cette synonymie puisque *C. soricicola* n'évolue pas chez les Rongeurs et que d'autre part, les lésions pathologiques de ces deux parasites hépatiques sont différentes. Effectivement, *C. hepatica* entraîne une prolifération active du tissu conjonctif dans le voisinage des œufs, formant ainsi des îlots scléreux dans le foie. Chez *C. soricicola*, par contre, les Vers se trouvent dans les espaces lymphatiques du foie, ces derniers étant fortement dilatés (pl. 1, fig. 5). Il n'y a pas de réaction conjonctive proprement dite, on observe seulement des cellules géantes dans le voisinage des œufs (pl. 1, fig. 6). Toute la réaction pathologique est donc différente de celle de *C. hepatica.*

En attendant de nouvelles recherches, nous assimilons les parasites trouvés par nous dans le foie de *Crocidura russula* Herm., à *C. soricicola* (Nishigori, 1924).

Capillaria exigua (Dujardin, 1845).

Syn. *Trichosoma splenaecum* Dujardin, 1843 partim.
Calodium splenaecum Dujardin, 1845 partim.
Trichosoma exiguum Dujardin, 1845.

Nous avons trouvé ces Vers à plusieurs reprises dans nos Musaraignes: ils étaient enfoncés profondément sous la muqueuse de l'estomac et de la première portion du duodénum.

Les femelles ont $5^{mm},5$ à 6^{mm} de long. Immédiatement en arrière de la bouche, le Ver a 6 à 7 μ de diamètre. La bouche conduit dans un vestibule peu musculeux, long de 207 μ, et qui débouche dans l'œsophage proprement dit. L'extrémité postérieure de ce dernier est éloigné de la bouche de $2^{mm},05$ à $2^{mm},10$ environ; il s'ensuit que la région œsophagienne occupe un peu moins de la moitié du Ver. A la jonction de l'œsophage et de l'intestin, le diamètre du Nématode est de 46 μ. En arrière de la vulve, ce diamètre est de 70 μ à 80 μ. L'extrémité postérieure est arrondie, l'anus étant subterminal. Le rectum, à parois chitineuses, a 32 μ de long.

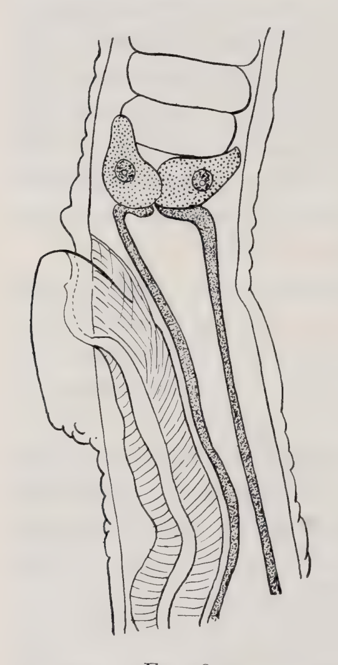


Fig. 3.
Capillaria exigua (Dujardin).
Région vulvaire d'une femelle.

On trouve deux bandes bacillaires le long du corps du Ver. La vulve débouche à environ 35 μ en arrière de la jonction de l'œsophage et de l'intestin; elle est munie de deux lèvres chitineuses, une antérieure, peu saillante, et une postérieure très saillante au contraire, transparente, en forme de nid d'Hirondelle (fig. 3). Le vagin, à parois très épaisses et musclées, a 115 à 130 μ de long. Les œufs mesurent 58 μ à 63 μ de long sur 25 μ à 27 μ de diamètre. La coque externe est sculptée de lignes longitudinales sinueuses.

Les mâles, bien moins nombreux que les femelles, ont $3^{mm},5$ à 4^{mm} de long. Le diamètre maximum antérieur est de 32 μ et le diamètre

postérieur de 80 μ. L'œsophage a 2^{mm} de long. L'extrémité postérieure est pourvue d'une véritable bourse copulatrice formée de deux grandes expansions cuticulaires latérales, longues de 100 μ environ, se rejoignant sur la ligne médiane dans la région postérieure. A la face ventrale de cette région postérieure, se trouve une petite expansion cuticulaire maintenue par deux prolongements

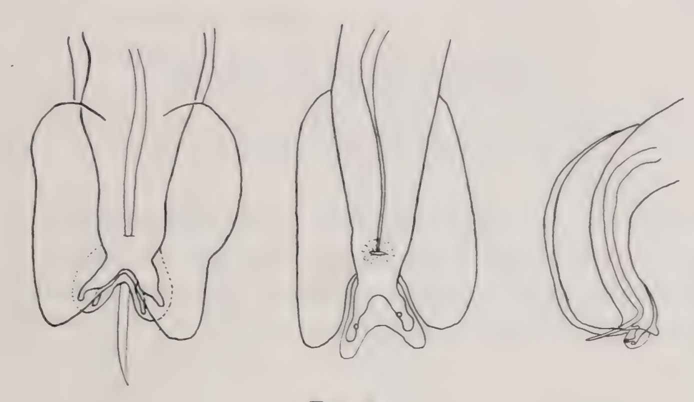


Fig. 4.
Capillaria exigua (Dujardin).

Bourse copulatrice du mâle: vue par la face ventrale, à gauche, par la face dorsale, au centre et de profil, à droite.

charnus (fig. 4). Chacun de ces prolongements donne naissance à un prolongement, plus grêle, dirigé ventralement. Le spicule, peu chitinisé, a 560 μ à 700 μ de long et 6 μ à 7 μ de large; il est renfermé dans une gaine plissée, mais inerme.

Les Vers que nous venons d'étudier ci-dessus correspondent bien, quoique légèrement plus petits, à la description de *C. exigua* (Dujardin, 1845), étudié plus particulièrement par Dujardin (1845), Eberth (1863) et v. Linstow (1878) chez le Hérisson d'Europe. Cette espèce ne semble donc pas avoir été signalée chez la Musaraigne jusqu'à ce jour. Il est cependant plus que probable que Dujardin (1843, 1845) ait confondu cette espèce qui se trouve exclusivement dans l'estomac de l'hôte, avec *C. splenaeca* étudié plus haut. Il nous semble d'ailleurs que les figures de Dujardin (1843; pl. xiv, fig. A et 1845; pl. i, fig. A) se rapportent à *C. exigua* et non à *C. splenaeca*.

Teixeira de Freitas et Lent (1936) considèrent que *C. exigua* est synonyme de *C. erinacei* (Rudolphi, 1819). Ceci est plus que probable; cependant, l'espèce décrite par Rudolphi l'est si sommairement, que l'auteur lui-même a fait suivre le nom de *sp. dub.* Par suite, il faut rayer le nom *C. erinacei* (Rudolphi, 1819) de la nomenclature et lui préférer *C. exigua*, plus récent, mais reconnaissable à la description qu'en a donnée Dujardin.

Capillaria incrassata (Diesing, 1851).

Syn. *Liniscus exilis* Dujardin, 1845.
Trichosoma exile (Dujardin, 1845, p. 29, nec. p. 15).
Trichosoma incrassatum Diesing, 1851.

Nous avons rencontré ces Vers à plusieurs reprises dans la muqueuse vésicale des Musaraignes. Cette espèce, signalée pour la première fois par Dujardin (1845) « entre les enveloppes des testicules d'un *Sorex tetragonurus* » ne semble avoir été revu depuis que par Baylis (1928), qui l'a trouvé dans la vessie de *Sorex araneus* L. à Oxford (Angleterre). Il est plus que probable que les exemplaires trouvés par Dujardin s'étaient échappés de la vessie par une déchirure au moment de la dissection et que c'est la vessie qui est l'habitat normal de l'espèce.

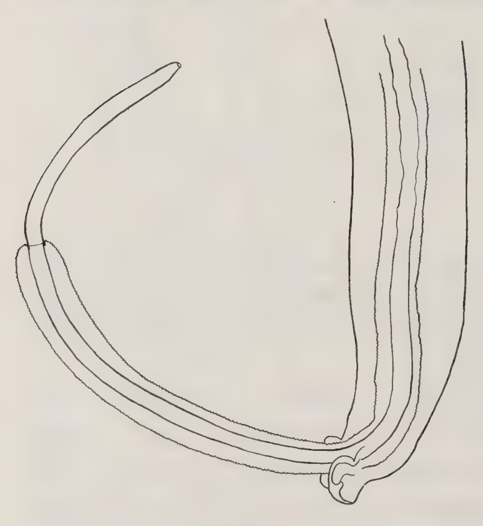


Fig. 5.
Capillaria incrassata (Diesing).
Extrémité postérieure du mâle.

Nos exemplaires sont légèrement plus petits que ceux décrits par Dujardin. Les femelles ont 8 à 10^{mm} de long. La tête a 12 μ de diamètre maximum et le plus grand diamètre du Ver se trouve dans la partie postérieure du corps, où il est de 126 μ. L'œsophage a 5 à 6^{mm} de long. L'extrémité postérieure du Ver est arrondie et l'anus sub-terminal. La vulve s'ouvre à

140 μ environ en arrière de la jonction de l'œsophage et de l'intestin ; ses lèvres ne sont pas saillantes. Le vagin est très long et les œufs s'y trouvent les uns à la suite des autres, tandis que dans l'utérus les œufs sont disposés suivant plusieurs rangs. Ils mesurent 60 μ à 64 μ de long et 28 μ de diamètre. La surface de la coquille est aréolée irrégulièrement et il semble y avoir une très mince membrane hyaline entourant l'œuf, ainsi que DUJARDIN l'avait déjà vu.

Les mâles, presque aussi longs que les femelles, ont 7 à 8^{mm} de long. Ils mesurent 16 μ de diamètre vers le niveau moyen de l'œsophage et atteignent un diamètre maximum de 71 μ dans la partie postérieure du corps. L'œsophage divise le corps dans la proportion de 3 : 7. L'extrémité postérieure est légèrement recourbée et porte deux très petites expansions latérales, cuticulaires, soutenues par deux grosses papilles charnues (fig. 5). Le spicule, peu chitinisé, a 690 μ à 750 μ de long ; il est tubulaire dans sa partie distale avec une extrémité émoussée. La gaine du spicule est fortement plissée et peut, dans certains cas, flotter librement lorsque le spicule est retiré à l'intérieur du corps.

* * *

Il ressort de l'étude des Nématodes de *Crocidura russula* Herm. appartenant au genre *Capillaria*, que nous en avons distingué quatre espèces distinctes : *C. exigua* dans l'estomac ; *C. soricicola* dans le foie ; *C. splenaeca* dans la rate et *C. incrassata* dans la vessie. Ces quatre espèces sont nettement différentes l'une de l'autre et ne semblent jamais se trouver dans un organe autre que celui qui leur est habituel. Une pareille organotropie avait déjà été démontrée expérimentalement par VOGEL (1930) pour *C. hepatica* des Rongeurs. Elle est confirmée par nos recherches sur les espèces parasites de Musaraignes. D'autre part, les tentatives infructueuses pour établir le cycle de *C. soricicola* et de *C. splenaeca* chez des hôtes expérimentaux, autres que les hôtes normaux, semblent indiquer qu'il existe une spécificité bien marquée du parasite vis-à-vis de son hôte. Des recherches ultérieures pourront sans doute établir le degré de cette spécificité.

Acanthocéphales.

Centrorhynchus appendiculatus (Westrumb, 1821).

Nous avons rencontré à plusieurs reprises cette forme larvaire enkystée à la surface des organes et dans le mésentère des Musaraignes. Elle a souvent été signalée autrefois, entre autres par Dujardin (1845) et par Porta (1909). Ce dernier assimile cette forme larvaire à un adulte habitant les Oiseaux de proie, assimilation d'ailleurs tout à fait logique. Il ne nous a cependant pas été possible de rattacher notre larve à une des espèces connues aujourd'hui chez les rapaces diurnes et chez les Striges.



Fig. 6.
Centrorhynchus appendiculatus (Westrumb).
a = kyste entier; *b* = larve extraite du kyste par digestion artificielle.

Les kystes ovalaires, blanc-nacrés (fig. 6 *a*), ont 2^{mm} de long et 1^{mm} de diamètre. La paroi du kyste est élastique, résistante, se laissant dissocier par une solution de pepsine dans de l'acide chlorhydrique à 0,2 %, à 38° C. Le rostre est invaginé dans la partie antérieure de la larve, tandis que l'appendice caudal est replié sur lui-même. Le rostre a 800 μ de long et 380 μ de diamètre; la poche du rostre s'insère vers le milieu de la paroi interne du rostre; elle mesure 660 μ sur 280 μ. L'armature du rostre est constituée par 30 à 32 rangées longitudinales de 17 à 18 crochets chacune (fig. 7), disposés en quinconce. Dans chaque rangée, seuls les six premiers crochets sont munis d'une base: ce sont les véritables crochets, les douze autres étant de simples épines. La taille des crochets et des épines varie suivant leur situation, le plus grand crochet étant en général le quatrième. Voici les mesures des crochets et des épines

d'une seule rangée longitudinale: 28 μ, 34 μ, 34 μ, 35 μ, 31 μ, 31 μ, 20 μ, 20 μ, 24 μ, 26 μ, 27 μ, 21 μ, 20 μ, 20 μ, 22 μ, 22 μ, 22 μ, 22 μ.

Le diamètre maximum de la larve est de 800 μ et sa plus grande longueur, le rostre étant évaginé, 3mm,6. L'appendice postérieur a 1mm de long sur 300 μ de diamètre. Dans les larves mâles (fig. 6 *b*), on voit deux petits testicules situés dans la moitié antérieure du corps. Dans la partie postérieure, on voit les glandes à ciment et la bourse copulatrice repliée sur elle-même à l'intérieur du corps.

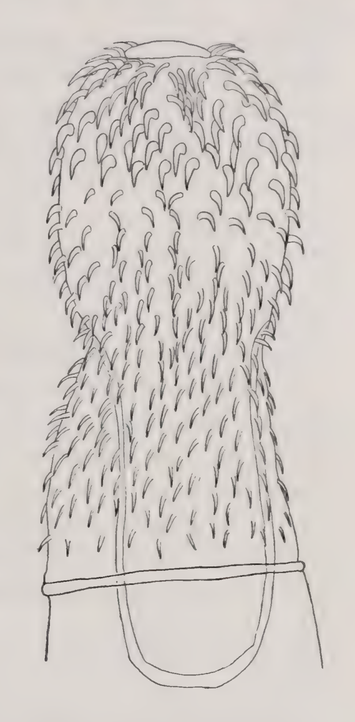


Fig. 7.
Centrorhynchus appendiculatus (Westrumb).
Rostre de la larve montrant la disposition des crochets.

Dans sa récente monographie, Meyer (1933) rapproche *C. appendiculatus* Westrumb du genre *Moniliformis* Travassos, 1915. Cependant, d'après ce que nous savons aujourd'hui, cette larve présente tous les caractères du genre *Centrorhynchus*. Il ne nous est pas possible d'affirmer avec certitude que *C. appendiculatus* soit la larve de *C. buteonis* ainsi que le voudraient Porta (1908, 1909) et d'autres. Chez *C. buteonis*, les crochets sont disposés suivant 30 à 32 rangées longitudinales de 12 à 16 crochets chacune, tandis que chez l'espèce voisine, *C. aluconis*, il y a 30 rangées longitudinales de 15 crochets chacune. D'après de Marval (1905), les crochets de *C. aluconis* sont plus grands que ceux de *C. buteonis* qui sont, à leur tour, plus grands que ceux de *C. appendiculatus*. Il est très possible, d'autre part, que les crochets des formes larvaires n'aient pas atteint leur taille définitive, même si le nombre et la disposition sont déjà caractéristiques. Devant l'incertitude où nous nous trouvons et en attendant que de nouveaux matériaux aient été examinés, nous préférons laisser la forme larvaire décrite ci-dessus sous le nom de *Centrorhynchus appendiculatus* (Westrumb, 1821).

Les kystes que nous venons d'étudier ont été signalés par Porta

(1908, 1909) chez des Mammifères insectivores, chez des Batraciens et chez des Reptiles. L'hôte définitif, autant que nous puissions nous prononcer, est un Oiseau de proie diurne ou nocturne. La présence d'une même larve à la fois dans trois ordres différents de Vertébrés, tous insectivores, permet de supposer qu'il existe chez les Acanthocéphales des phénomènes de réencapsulement larvaire tels que nous les avons déjà étudiés chez les Cestodes (1934). A l'époque, nous avions admis cette hypothèse pour les Acanthocéphales en nous basant sur certains faits signalés dans la bibliographie. Il nous a même été possible de le prouver expérimentalement en faisant réencapsuler chez une Rainette, *Hyla arborea* L., une forme larvaire trouvée chez une Couleuvre, *Cœlopeltis monspessulana* Boul. Enfin, récemment, Babudieri (1936) a observé le réencapsulement expérimental, chez le Rat blanc, de la larve de *Echinorhynchus polyacanthus* Creplin = *Centrorhynchus buteonis* (Schrank), trouvée chez la Vipère aspic. Il est probable que notre collègue italien a eu affaire à une forme très voisine de la nôtre.

Les auteurs admettent en général que la majorité des Acanthocéphales ont besoin de deux hôtes intermédiaires, le premier, Invertébré et le deuxième, Vertébré. Dans le cas particulier, le premier hôte est sans doute un Insecte ou un Mollusque; il est encore inconnu. Il serait cependant intéressant de le trouver, afin de vérifier si la larve d'Acanthocéphale formée chez l'Invertébré est infectieuse pour l'hôte définitif sans qu'il soit nécessaire de passer par un deuxième hôte. Si tel est le cas, il faudrait admettre que les hôtes intermédiaires Vertébrés se soient infestés par réencapsulement, que leur présence n'est pas indispensable au cycle évolutif de l'Acanthocéphale. Cependant, comme les Oiseaux rapaces ne mangent pas les Insectes, il faudrait admettre que la présence de ces hôtes d'attente (voir Joyeux et Baer, 1934) soit devenue nécessaire pour l'accomplissement du cycle évolutif.

OUVRAGES CITÉS

1936. Babudieri, B. *Remarques sur la biologie des Acanthocéphales; double enkystement des jeunes formes d'Echinorhynques.* Ann. Parasit., vol. 14, p. 298-301.

1928. Baylis, H. A. *Records of some parasitic worms from British Vertebrates.* Ann. Mag. Nat. Hist., sér. 10, vol. 1, p. 329-343.

1843. Dujardin, F. *Mémoire sur les Helminthes des Musaraignes et en particulier sur les Trichosomes, les Distomes et les Tænias, sur leurs métamorphoses et leur transmigration.* Ann. Sc. Nat., sér. 2, vol. 20, p. 329-349, pl. XIV-XV.

1845. —— *Histoire naturelle des Helminthes ou Vers intestinaux.* Paris.

1863. Eberth, C. J. *Untersuchungen über Nematoden.* Leipzig, 77 p., IX pl.

1916. Hall, M. C. *Nematode parasites of Mammals of the orders Rodentia, Lagomorpha and Hyracoidea.* Proc. U.S. Nat. Mus., vol. 50, 258 p.

1934. Joyeux, Ch. et Baer, J. G. *Les hôtes d'attente dans les cycles évolutifs des Helminthes.* Biologie Médicale, vol. 24, p. 1-25, fig. 1-6.

1878. Linstow, O. v. *Neue Beobachtungen an Helminthen.* Arch. Naturg., 44. Jahrg., Bd. 1, p. 218-245, pl. VII-IX.

1882. —— *Helminthologische Studien.* Ibid., 48. Jahrg., Bd. 1, p. 1-25, pl. I-II.

1905. Marval, L. de, *Monographie des Acanthocéphales d'Oiseaux.* Rev. suisse Zool., vol. 13, p. 195-387, pl. I-IV.

1933. Meyer, A. *Acanthocephala.* Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. 4, Abt. 2, 582 p., 383 fig., 1 pl.

1928. Morgan, D. O. *Parastrongyloides winchesi gen. et sp. nov. A remarquable new Nematode parasite of the Mole and the Shrew.* Journ. Helminth., vol. 6, p. 79-86, fig. 1-4.

1908. Porta, A. *Gli Acantocefali dei Mammiferi.* Arch. Parasit., vol. 12, p. 268-282.

1909. —— *Gli Acantocefali degli Anfibii e dei Rettili.* Arch. Zool., vol. 3, p. 225-259, pl. IX.

1819. Rudolphi, C. A. *Entozoorum synopsis.* Berlin.

1927. Subramanian, K., *Notes on the larvæ of Centrorhynchus aluconis (Muller, 1780) (Acanthocephala) found in Rangoon Toads.* Journ. Burma Res. Soc., vol. 16, p. 211-212, 1 fig.

1932. Stiles, C. W. & Stanley, S. F. *Key-catalogue of parasites reported for Insectivora (Moles, Shrews, etc.) with their possible public health importance.* Nat. Inst. Health, Washington, Bull. No. 159, p. 791-911.

1936. Teixeira de Freitas, J. F. & Lent, H. *Estudo sobre os Capillariinae parasitos de Mammiferos (Nematoda: Trichuroidea).* Mem. Inst. Os. Cruz, vol. 31, p. 85-160, pl. I-XVI.

1928. Uyeyama, Y. *Ueber eine neue Art von Hepaticola, Hepaticola muris n. sp., und deren Bedeutung für die Epithelwucherung.* Centralbl. Bakt. u. Parasit. Orig., Bd. 109, p. 55-61, pl. I-II.

EXPLICATION DE LA PLANCHE.

Fig. 1. Rate de *Crocidura russula* Herm. montrant à sa surface les nodules formés par *Capillaria splenaeca* (Dujardin).

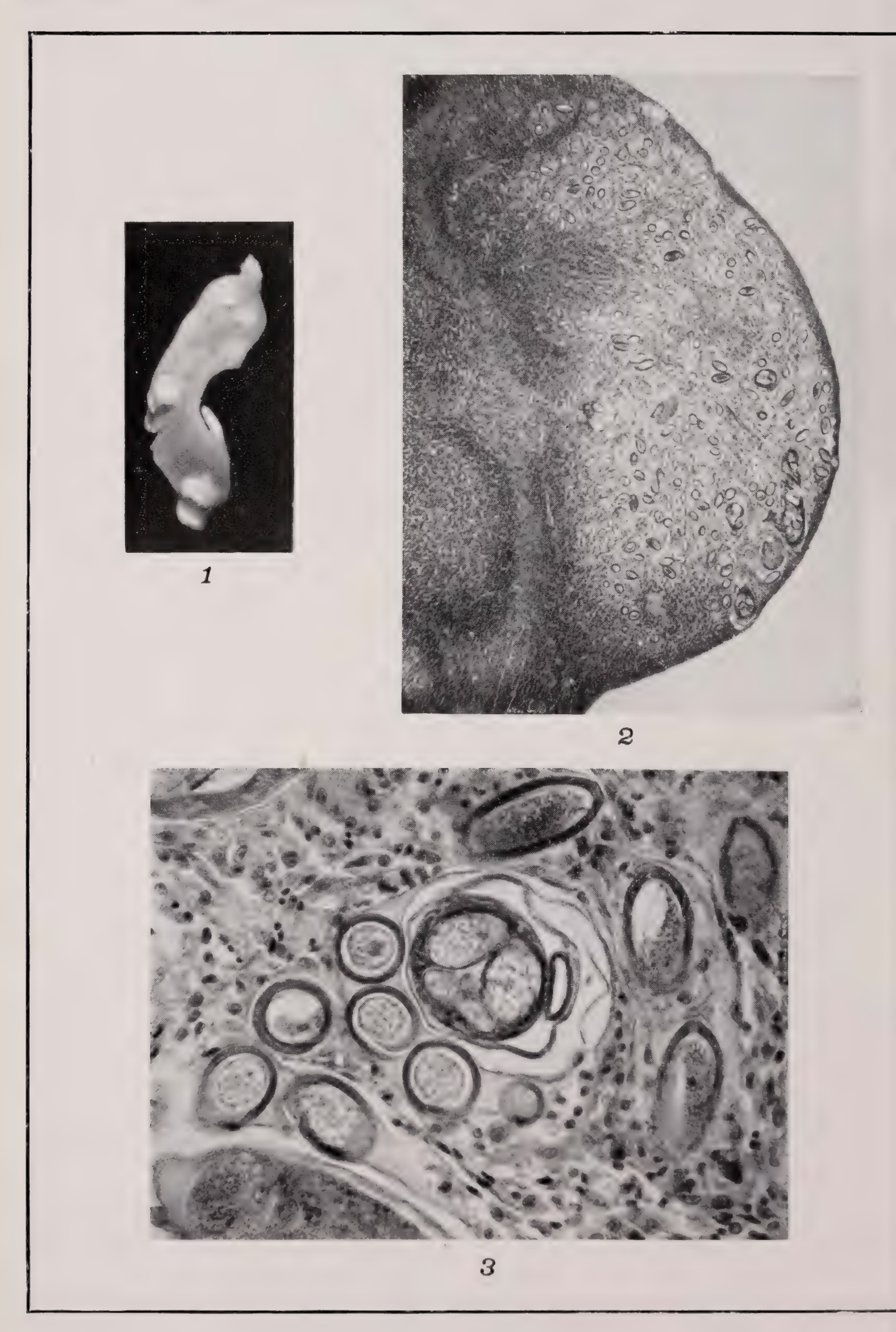
Fig. 2. Coupe à travers un nodule.

Fig. 3. Portion grossie de la coupe précédente passant par un Ver femelle et montrant les œufs agglomérés autour de la cuticule du Ver.

Fig. 4. Foie de *Crocidura russula* Herm. montrant l'aspect macroscopique des lésions provoquées par *Capillaria soricicola* (Nishigori).

Fig. 5. Coupe à travers un foie parasité montrant les Vers dans les espaces lymphatiques du foie.

Fig. 6. Coupe très grossie montrant une cellule géante dans le voisinage des œufs du parasite.



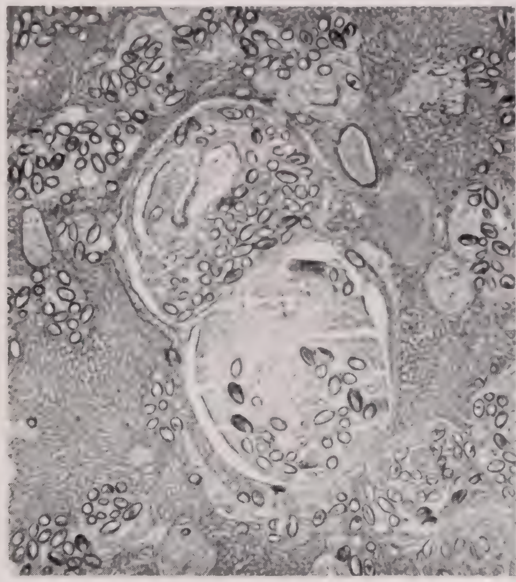
1

2

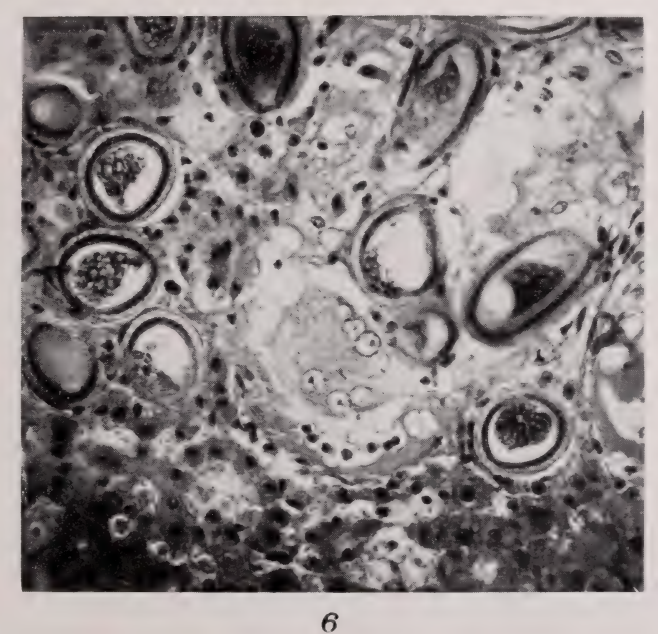
3



4



5



6

Tome 44, nº 4. — Janvier 1937.

ZOOLOGISCHES INSTITUT DER UNIVERSITÄT BERN.

Die Spinnenfauna des Löhrmooses bei Bern

von

M. HOLZAPFEL

Mit 1 Kartenskizze.

Vorbemerkung.

Die vorliegende Skizze stellt eine faunistisch-ökologische Bearbeitung der Spinnenfauna eines Hochmoores dar. PEUS (1932, S. 172) hat die bisherigen Ergebnisse über Spinnen aus Hochmooren in knapper Weise zusammengefasst. Es hat sich gezeigt, dass es sich bei dieser in Hochmooren artenreichen Tiergruppe im Wesentlichen um eurytope Arten handelt, d.h. um solche, die unter den verschiedensten ökologischen Bedingungen fortkommen können. Unter den etwas spezialisierteren Formen herrschen in Hochmooren feuchtigkeitsliebende Spinnenarten vor, ohne dass sich bei diesen eine besondere Bevorzugung von Mooren feststellen liesse. Daneben gibt es aber doch einige Arten, die für das Hochmoor typisch, also entweder streng an diesen Biotop gebunden sind (Tyrphobionte) oder ihn zumindest stark bevorzugen (Tyrphophile). Es mag zunächst erstaunlich scheinen, dass bei terrestrischen, carnivoren Tieren, die weder in direkter Abhängigkeit vom Wasserchemismus noch von spezifischen Hochmoorpflanzen stehen, doch eine engere Beziehung zum Hochmoor bestehen kann. In diesen Fällen dürfte jedoch das Eigenklima des Hochmoores, das heute ohnedies allgemein als der allein verantwortliche Faktor für strenge Hochmoorgebundenheit gilt, wahrscheinlich die Hauptrolle spielen.

Innerhalb des Hochmoores beruht die Verteilung der Spinnenarten nach PEUS (l. c., S. 175) wohl in erster Linie auf dem Beschattungsgrad, indirekt also auf dem Vegetationscharakter. Daneben sind für die örtliche Verteilung sicher noch eine ganze Reihe

anderer Faktoren von Wichtigkeit und bisweilen sogar ausschlaggebend. So kann zweifellos die Vegetation auch direkt massgebend werden, etwa bei Netzspinnen, die für die Befestigung ihrer Gewebe eine bestimmte Pflanzenstruktur bevorzugen, oder bei Bodenspinnen, die sich zwischen Wurzelwerk, Moos usw. aufhalten. Ausserdem sind jedenfalls auch die Feuchtigkeits-, Wind- und Nahrungsverhältnisse von besonderer Bedeutung.

Während wir über Vorkommen und Verteilung der Spinnen in Hochmooren Deutschlands durch die Untersuchungen von Kleiber (1911), Dampf und Skwarra (1925), Harnisch (1925), Peus (1928), Rabeler (1931) und Schubert (1933) ziemlich weitgehend unterrichtet sind, fehlen genauere Angaben über die Spinnenfauna schweizerischer Hochmoore fast ganz.

Kleiber (1911) berichtet über die Ergebnisse einiger Exkursionen nach Hochmooren der subalpinen Zone in der Nähe des Vierwaldstättersees. Bei zwei von diesen, dem Wagenmoos und dem Teufried zwischen Küssnacht und Meggen, wurden auch die Spinnen etwas berücksichtigt. Aus dem Löhrmoos bei Bern meldet Bartels (1931) mehrere Funde verschiedener Spinnenarten.

Die vorliegende Arbeit bezweckt eine eingehendere Kenntnis der im Löhrmoos vorkommenden Spinnen und Weberknechte, ihrer Häufigkeitsverhältnisse und ihrer Beziehung zu den engeren Lebensräumen des Moores. Die gewonnenen Grundlagen erlauben einen Vergleich mit den auf ihre Spinnenfauna untersuchten Hochmooren Deutschlands und der nordischen Länder. Die Studie stellt ferner einen Beitrag zur Kenntnis der im Kanton Bern vorhandenen Spinnenfauna dar.

Das Moor wurde von Anfang November 1930 bis Ende Oktober 1931 mindestens einmal, meist aber zwei- bis viermal im Monat (im ganzen 38 mal) besucht.

Die Spinnen wurden teils einzeln aufgesammelt, teils von Bäumen, Büschen oder Torfmoos auf ein Papier geklopft.

Die Fänge ergaben eine Ausbeute von 144 Spinnenarten. Zu den 40 von Bartels (l.c.) aus dem Löhrmoos gemeldeten Spezies, die mit 4 Ausnahmen alle erneut festgestellt werden konnten, sind nun 108 weitere Formen hinzugekommen (in Tabelle 1 mit * bezeichnet). 25 Arten und 2 Varietäten waren im Kanton Bern bisher noch nicht aufgefunden worden (**). 2 dieser Arten, *Wideria nodosa* (Cbr.) und *Wideria melanocephala* (Cbr.), sowie 1 Varietät, *Neon reticulatus* var. *sphagnicola* Dahl, sind aus der

Schweiz noch nicht gemeldet worden (***). — Die Sammelausbeute enthält ferner von Weberknechten 7, von Pseudoskorpionen 1 Art.

Zur Bestimmung der Spinnen benützte ich das Werk von Bösenberg (1901-03), für Salticiden und Lycosiden auch die Tabellen von Dahl (1926 und 1927). Herrn Dr. E. Schenkel (Basel), der die grosse Freundlichkeit hatte, eine Reihe von schwer determinierbaren Arten zu bestimmen bzw. zu revidieren und mir wertvolle Angaben über die Nomenklatur einzelner Spezies zu machen, spreche ich meinen verbindlichsten Dank aus. Aufrichtigen Dank sage ich auch Herrn Dr. M. Bartels (z. Zt. Soekaboemi, Java), der mir eine grössere Anzahl von Spinnen für einige Zeit zu Vergleichszwecken überlassen hat.

1. Das Untersuchungsgebiet.

Das Löhrmoos liegt ca. 4½ km von Bern entfernt, im Löhrwald bei Herrenschwanden, links von der Strasse Bern-Aarberg (590 m ü.M.). Es ist ein kleines, ovales Moor von 300 m grösster Länge und 200 m grösster Breite. Nach allen Seiten hin ist es von hohem Fichtenwald begrenzt.

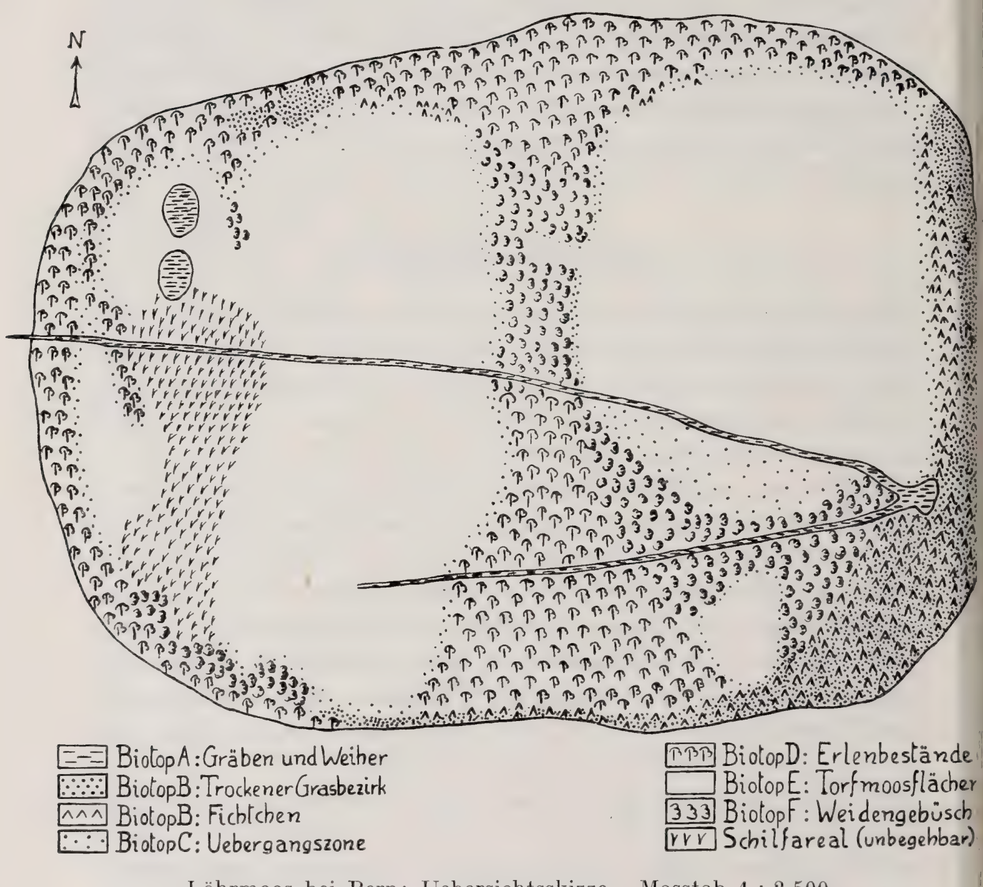
Durch die ausgedehnten Torfmoosflächen, das Vorhandensein des Wollgrases (*Eriophorum vaginatum* L. und *angustifolium* Roth.) des Schnabelsamen (*Rhynchospora alba* L.), der Moosbeere (*Oxycoccos quadripetalus* Gilib.), der Moorbeere (*Vaccinium uliginosum* L.) erhält das Löhrmoos den Charakter eines Hochmoores. Dagegen fehlt die für ein Hochmoor kennzeichnende Erhebung gegen die Mitte zu, so dass das Löhrmoos nicht als ganz ausgeprägtes Hochmoor gelten kann ohne jedoch nach der Ansicht hiesiger Botaniker als Zwischenmoor bezeichnet werden zu dürfen.

Das Moor ist von menschlichen Eingriffen noch fast ganz unberührt geblieben. Nur zwei kleine Weiher an der Westseite und die das Moor durchziehenden Wassergräben (frühere Drainierungsgräben) sind Reste eines Versuches zur Torfausbeute, der noch im vergangenen Jahrhundert gemacht wurde.

Wie die Uebersichtsskizze zeigt, lässt sich das Löhrmoos in sechs grössere Bezirke oder Biotope (A-F) gliedern, die freilich nicht überall scharf voneinander abgegrenzt sind. Sie sind z.T. ihrerseits wieder in engere Lebensräume zu scheiden, etwa in eine Wald- oder Gebüschschicht, eine Feldschicht (Zwergsträucher.

Kräuter und Gräser) und eine Bodenschicht (Moose, Detritus etc.) (vgl. Harnisch 1929, S. 13). Diese Haupt- und Unterbiotope seien im folgenden kurz skizziert.

1. Die Gräben und Grabenränder *(Biotop A)* : Vom Westrand des Moores zieht sich ein seichter Graben bis zum



Löhrmoos bei Bern: Uebersichtsskizze. Masstab 1 : 2,500.

Ostrand, wo er in einen Abflussgraben mündet. Er teilt das Moor in der Längsrichtung in zwei annähernd gleiche Hälften. Ein zweiter, etwas mehr südlich gelegener Graben, der ebenfalls in den Abflussgraben mündet, ist nur etwa halb so lang und versickert im Südwestquadranten des Moores.

Die Grabenränder bilden durch die unmittelbare Nähe freien Wassers einen eigenen Biotop. Die von Graswurzeln und Moos durch- und überzogene Ufererde wird an den meisten Stellen von überhängenden Gras- und Seggenbüscheln verdeckt. In der wärmeren Jahreszeit werden grosse Teile der Gräben völlig von Schilf und Seggen durchwachsen, deren Blätter ca. ½—1 m über das Wasser herausragen und geeignete Stützpunkte zur Anlage von Spinnennetzen bieten.

2. Der trockene Grasbezirk *(Biotop B)*: Der West- und Südrand des Löhrmooses wird von einem trockenen Grasstreifen (hauptsächlich *Molinia coerulea* (L.)) gebildet, der von kleineren oder grösseren *Calluna*-Komplexen durchsetzt ist. Vereinzelte Brombeersträucher bedecken den Boden. Dieser geht nicht unmittelbar in kompaktes Erdreich über, sondern ist von zahlreichen, durch Gras, Wurzeln und Moos ausgekleideten Mäusegängen durchzogen.

Von höherer Vegetation in diesem Areal seien in erster Linie kleine und grössere Bestände junger Fichtchen genannt, ferner vereinzelte Eichen, Erlen, Kiefern, Faulbäume und Ebereschen.

3. Der Uebergangsbiotop *(Biotop C)*: Dieser Lebensraum umgibt als schmaler Gürtel das ganze Moor. Er bildet den Uebergang vom trockenen Rand zur nassen Mittelfläche und säumt auch den quer durch die Mitte des Moores ziehenden Gebüschkomplex ein.

Die Bodenschicht besteht sowohl aus *Sphagnum* wie aus anderen Moosen, die auch an weniger feuchten Standorten vorkommen. Die Feldschicht ist durch spärliches Gras *(Molinia)* vertreten. Die Gebüsch-Vegetation wird zur Hauptsache aus dichten Beständen ganz junger Fichtchen gebildet, die in diesem Biotop nur an der Westseite des Moores fehlen. Auch kleine Kiefern sind vorhanden.

4. Die Erlenbestände *(Biotop D)*: An der Nord-, Süd- und Westseite wird die Hauptfläche des Moores durch hohes Erlenstangenholz und Erlengebüsch (*Alnus glutinosa* Gaertner) eingerahmt. Auch hier finden sich kleine Fichtchenbestände.

Die Feldschicht besteht aus Brombeergestrüpp, von dem der Boden grossenteils überwachsen ist. Hier haben wir typischen humus- und detritusreichen Waldboden vor uns, bedeckt von Erlenfallaub, kleinen Ästchen und dergl.

5. Die Torfmoosfläche *(Biotop E):* Die grössten Flächen des Moores, die von den bisher genannten Biotopen eingerahmt werden, sind die Torfmoosrasen. Die Feldschicht dieses Areals besteht im Frühling und in der ersten Sommerhälfte aus Wollgräsern (*Eriophorum vaginatum* L. and *angustifolium* Roth) und einer Reihe von *Carex*-Arten, im Juli und August aus *Rhynchospora alba* (L.), *Molinia coerulea* (L.) und der Umbellifere *Peucedanum palustre* (L.).

Von höherer Vegetation seien vereinzelt stehende Kiefern, Fichtchen, Erlen und Birken genannt.

6. Das Weidengebüsch *(Biotop F):* Durch die Mitte des Moores zieht sich ein breites Areal von *Salix aurita* L., der Salbei-Weide, untermischt mit Faulbäumen. Ein ähnlicher, aber schmälerer Komplex dringt auf der Westseite in das Moor vor. Auch in der Südhälfte des Moores finden sich grössere Weidenbestände. Da das Gebüsch sehr dicht ist, musste hier von der Untersuchung der Bodenspinnenfauna abgesehen werden.

2. Verteilung der Araneina, Opiliones und Pseudoscorpiones auf Hauptbezirke und Vegetation.

In einer ersten Tabelle sei zunächst die Verteilung der gesammelten Arten auf die Hauptbiotope dargestellt. In den Rubriken bedeutet der Zähler die Zahl der Fänge für die betr. Art, der Nenner gibt die Individuenzahl. Die Tabelle kann freilich nur ein ungefähres Bild der Verhältnisse geben, da die Fänge nicht gleichwertig sind. Die Sammelzeiten waren oft sehr verschieden; ferner sind nicht alle Biotope gleichmässig berücksichtigt worden. Es wurde gesammelt: in Biotop A 15 mal, in Biotop B 20 mal, in Biotop C 14 mal, in Biotop D 16 mal, in Biotop E 13 mal und in Biotop F 5 mal. Ausserdem entspricht ein Bodenfang keineswegs einem Gebüschfang.

Die zweite Tabelle soll eine Uebersicht vermitteln über die Verteilung der gesammelten Tiere auf Boden und Vegetation, unabhängig vom Bezirk, in dem sie gefunden wurden. Sie gibt Aufschluss über den Grad der Abhängigkeit von bestimmter Vegetation, während die erste Tabelle einen gewissen Einblick in die Abhängigkeit von Beschattungsverhältnissen, von der Nähe freien Wassers und nassen Mooses ermöglicht.

TABELLE 1.

Verteilung der *Araneina*, *Opiliones* und *Pseudoscorpiones* auf die Haupt-Biotope.

Art [1]	Biot. A	Biot. B	Biot. C	Biot. D	Biot. E	Biot. F
Hyptiotes paradoxus (C. L. Koch) .						1 : 1
Dictyna arundinacea (L.)	2 : 2	3 : 13	2 : 9	1 : 6	2 : 7	3 : 12
Dictyna ? arundinacea (L.) [1] . . .	2 : 4	4 : 16	4 : 18	1 : 13	4 : 5	1 : 12
Dictyna spec.		2 : 3	2 : 4	2 : 5	2 : 2	2 : 4
* *Lathys humilis* (Blackw.)					1 : 1	
Harpactes lepidus (C. L. Koch) . .		1 : 1	2 : 4	1 : 1		
Drassodes pubescens (Thor.) . . .				1 : 1		
Drassodes ? pubescens (Thor.) . . .				1 : 1		
Drassodes spec.		1 : 1				
Drassodes spec.					1 : 1	
* *Zelotes clivicolus* (L. Koch)			2 : 2		2 : 13	
Zelotes ? clivicolus (L. Koch) . . .		1 : 1			3 : 11	
* *Episinus truncatus* Latr.	1 : 1	4 : 11	3 : 5	6 : 27		
** *Euryopis flavomaculata* (C. L. Koch)		2 :3	1 :1	1 : 1		
* *Theridion bimaculatum* (L.) . . .	1 : 2	9 : 49	4 : 32	1 : 3	1 : 1	3 : 7
Theridion lineatum (Cl.)		2 : 5	4 : 7	7 : 35	1 : 1	2 : 2
Theridion sisyphium (Cl.)		3 : 9	2 : 5	1 : 1	2 : 2	1 : 2
Theridion ? sisyphium (Cl.)		2 : 4				
* *Theridion ? impressum* L. Koch. .		1 : 1	1 : 1		1 : 2	2 : 6
* *Theridion pallens* Blackw.		2 : 6	1 : 1			2 : 2
* *Theridion varians* Hahn		3 : 9	4 : 12	4 : 7		2 : 8
** *Theridion bösenbergi* Strand . . .					1 : 1	
* *Theridion tinctum* (Walck.) . . .		1 : 1			1 : 2	1 : 1
* *Theridion saxatile* C. L. Koch . .						1 : 1
* *Theridion formosum* (Cl.)						1 : 1
Theridion spec..						1 : 1
* *Robertus lividus* (Blackw.)		2 : 3	2 : 3	4 : 9		
* *Ceratinella brevis* (Wider)		1 : 2	1 : 2	4 : 8		
* *Ceratinella brevipes* (Westr.) . . .	2 : 2		1 : 1			
Ceratinella spec.	1 : 1			1 : 1		
** *Cnephalocotes obscurus* (Blackw.) .			1 : 1			
** *Silometopus elegans* (Cambr.) . . .	1 : 1					
** *Araeoncus crassiceps* (Westr.) . .	1 : 1				1 : 2	
Araeoncus ? crassiceps (Westr.) . .	1 : 1					1 : 1
* *Araeoncus humilis* (Blackw.) . . .			1 : 1		1 : 1	
* *Glyphesis servulus* (Sim.)			2 : 3	1 : 1		
* *Diplocephalus cristatus* (Blackw.) .	1 : 1					
* *Pocadicnemis pumila* (Blackw.) . .	5 : 18	4 : 12	2 : 30	4 : 20	2 : 7	1 : 3
Pocadicnemis ? pumila (Blackw.) .		1 : 3	1 : 1			
* *Entelecara congenera* (Cambr.) . .			2 : 2		1 : 3	1 : 1
* *Dicymbium nigrum* (Blackw.). . .	1 : 1					
Blaniargus herbigradus (Blackw.) .			1 : 1	1 : 1	2 : 4	
* *Trachynotus nudipalpis* (Westr.) .		2 : 2		2 : 5	1 : 1	
* *Trachynotus obtusus* Blackw. . . .			1 : 1			
*** *Wideria nodosa* (Cambr.)					1 : 1	
** *Wideria languida* Sim..					1 : 1	

[1] Ein ? vor dem Speziesnamen bezieht sich auf die Art, ein? vor dem Genusnamen auf die Gattung. Bei den fraglichen Exemplaren handelt es sich meist um noch kleine juvenile Tiere.

Art	Biot. A	Biot. B	Biot. C	Biot. D	Biot. E	Biot. F
*** *Wideria melanocephala* (Cambr.)	1 : 1					
* *Gonatium rubellum* (Blackw.)				1 : 1		
* *Dismodicus bifrons* (Blackw.)		2 : 21	3 : 15	3 : 13	3 : 23	3 : 19
** *Trematocephalus cristatus* (Wider)		1 : 2		1 : 1		
Gnathonarium dentatum (Wider)	11 : 41					
* *Gongylidiellum latebricolum* (Cambr.)			3 : 4			
* *Erigone dentipalpis* (Wider)		1 : 1			2 : 3	1 : 1
* *Asthenargus paganus* (Sim.)	1 : 1	1 : 2	2 : 5	2 : 2		
* *Maso sundevalli* (Westr.)		4 : 12	2 : 3	5 : 5		1 : 1
* *Nematogmus sanguinolentus* (Walck.)					1 : 1	
** *Porrhomma pygmaeum* (Blackw.)				1 : 1		1 : 1
Porrhomma ? pygmaeum (Blackw.)				1 : 1		
** *Porrhomma egeria* Sim.		1 : 2				
* *Oreonetides firmus* (Cambr.)		1 : 1				
** *Hylyphantes nigritus* (Sim.)	1 : 1		1 : 12		1 : 9	
** *Centromerus bicolor* (Blackw.)	1 : 1					
Centromerus expertus (Cambr.)	4 : 5				3 : 3	
Centromerus ? expertus (Cambr.)					1 : 1	
Centromerus silvaticus (Blackw.)	2 : 2	2 : 3	1 : 2	3 : 15		
* *Macrargus abnormis* (Blackw.)				3 : 4		
Macrargus ? abnormis (Blackw.)				1 : 2		
** *Ischnyphantes rurestris* C. L. Koch	1 : 1	2 : 3		2 : 5	3 : 8	
? Gen. spec. (unbestimmbares ♀)					1 : 1	
? Gen. spec. (» »)			1 : 1			
* *Bathyphantes dorsalis* (Wider)				2 : 2		
* *Lephtyphantes pallidus* (O. P. Cambr.)		3 : 4	3 : 3	5 : 6		
Lephtyphantes cristatus (Menge)				1 : 2		
* *Lephtyphantes flavipes* (Blackw.)	4 : 6	14 : 44	2 : 6	12 : 98		1 : 2
Lephtyphantes spec.			1 : 1			
* *Drapetisca socialis* (Sund.)						1 : 1
* *Linyphia ? phrygiana* C. L. Koch			1 : 1			
Linyphia triangularis (Cl.)		6 : 37	1 : 8	4 : 51	1 : 1	2 : 24
* *Linyphia emphana* Walck.				1 : 1		
Linyphia marginata C. L. Koch	1 : 4	7 : 37	5 : 42	13 : 122		2 : 7
Linyphia ? marginata C. L. Koch		1 : 2				
* *Linyphia peltata* Wider		2 : 2				
Linyphia hortensis Sund.	1 : 2	1 : 2		1 : 1		
* *Linyphia pusilla* Sund.	1 : 1				5 : 10	
Linyphia ? pusilla Sund.					1 : 9	
* *Linyphia clathrata* Sund.	4 : 7	5 : 21	5 : 18	11 : 200	2 : 2	1 : 3
Floronia frenata (Wider)		5 : 22	1 : 2	6 : 17		1 : 5
* *Pachygnatha degeeri* Sund.	3 : 3	1 : 1				
Pachygnatha clercki Sund.	4 : 18					
* *Tetragnatha extensa* (L.)	6 : 16	1 : 1			1 : 1	1 : 1
Tetragnatha ? extensa (L.)	1 : 7					
Tetragnatha pinicola L. Koch	2 : 2	6 : 46	7 : 28	8 : 38	2 : 2	2 : 13
Tetragnatha ? pinicola L. Koch		1 : 1		1 : 1	2 : 6	1 : 5
* *Tetragnatha solandri* (Scop.)	3 : 18	2 : 31	2 : 11	7 : 22	1 : 1	2 : 2
Tetragnatha ? solandri (Scop.)		1 : 1		1 : 1		3 : 6
Tetragnatha obtusa C. L. Koch		1 : 1				

Art	Biot. A	Biot. B	Biot. C	Biot. D	Biot. E	Biot. F
** *T. obtusa* var. *vera* Kulcz.					1 : 1	1 : 8
** *Tetragnatha nigrita* Lendl.		1 : 6	2 : 3		1 : 1	1 : 1
* *Meta segmentata* (Cl.)	1 : 1	6 : 15	3 : 4	13 : 118		1 : 4
Meta ? segmentata (Cl.)		1 : 4	1 : 1	1 : 1		
** *Mangora acalypha* (Walck.)	2 : 3	3 : 3	3 : 3	1 : 2	5 : 5	2 : 12
Cyclosa conica (Pall.)			1 : 1			2 : 2
* *Araneus diadematus* Cl.		1 : 1			1 : 4	
Araneus marmoreus Cl.		2 : 2	1 : 2		2 : 2	2 : 6
Araneus cucurbitinus Cl. [1]		3 : 23	3 : 8	2 : 2	4 : 14	2 : 12
* *Araneus sturmi* (Hahn)					1 : 1	
Araneus ? sturmi (Hahn)						1 : 1
* *Araneus triguttatus* Fabr.		1 : 2				
Araneus ? triguttatus Fabr..		1 : 7	1 : 3	1 : 1	1 : 1	1 : 1
Araneus folium (Schrank)	1 : 1					
Araneus spec.		2 : 4			2 : 2	
* *Singa ? nitidula* C. L. Koch						1 : 1
Singa pygmaea (Sund.)	4 : 7	1 : 3	2 : 2		3 : 8	1 : 1
Singa ? pygmaea (Sund.)						1 : 2
* *Singa sanguinea* C. L. Koch	1 : 1	3 : 3	2 : 3	3 : 4	1 : 1	
Singa ? sanguinea C. L. Koch		1 : 1	3 : 3		1 : 1	
* *Ero furcata* (Villers)		2 : 2	1 : 1	4 : 6		
** *Coriarachne depressa* (C. L. Koch)		1 : 2				
Misumena vatia (Cl.)		1 : 2		1 : 3		1 : 15
Misumena ? vatia (Cl.)	1 : 1					
* *Diaea dorsata* (Fabr.)		1 : 1			1 : 1	1 : 1
* *Oxyptila horticola* (C. L. Koch)	1 : 1	5 : 8	1 : 3			
Oxyptila ? horticola (C. L. Koch)		1 : 1		1 : 1		
* *Oxyptila trux* (Blackw.)		1 : 1				
Oxyptila ? trux (Blackw.)		1 : 1	3 : 5			
* *Oxyptila praticola* (C. L. Koch)				1 : 2		
Oxyptila ? praticola (C. L. Koch)		1 : 1	1 : 1			
Oxyptila spec.				1 : 1		
Xysticus cristatus (Cl.)					2 : 2	1 : 1
Xysticus ? cristatus (Cl.)	1 : 1			1 : 1	1 : 1	
Xysticus pini (Hahn)		2 : 3	1 : 2		1 : 3	2 : 2
Xysticus ? pini (Hahn)		2 : 3	2 : 4	1 : 1		1 : 1
* *Xysticus ? lateralis* (Hahn)	1 : 2					
Xysticus spec.		1 : 1				
Xysticus spec.				1 : 1		
** *Synaema globosum* (Fabr.)						1 : 2
** *Philodromus rufus* Walck.						1 : 1
Philodromus ? rufus Walck.						1 : 1
** *Philodromus collinus* C. L. Koch.					1 : 1	
Philodromus ? collinus C. L. Koch.		1 : 1	1 : 1		1 : 2	1 : 1
* *Philodromus aureolus* (Cl.)						1 : 1
Philodromus ? aureolus (Cl.)		3 : 8	1 : 1		1 : 1	
Philodromus spec. div.		1 : 4	1 : 2		2 : 2	

[1] Die meisten Exemplare haben 4, 5 Exemplare 5, 2 Exemplare 3 und 2 nur 2 deutliche Punktpaare auf dem Abdomen. Die Punkte können in der Grösse stark variieren, so dass das erste oder letzte Paar zuweilen winzig klein ist. Bei einigen Exemplaren ist die Punktzahl beiderseits ungleich, etwa 3 bzw. 4 auf der einen, 4 bzw. 5 auf der anderen Seite. Die Formen mit 5 Punktpaaren gesondert als *A. c. opisthographica* Kulcz. zu bezeichnen, scheint demnach nicht berechtigt.

Art	Biot. A	Biot. B	Biot. C	Biot. D	Biot. E	Biot. F
** *Thanatus* spec.					1 : 1	
Clubiona stagnatilis Kulcz.					2 : 4	
Clubiona ? stagnatilis Kulcz.	2 : 5					
** *Clubiona frutetorum* L. Koch			1 : 1			1 : 2
* *Clubiona subsultans* Thor.		1 : 1				
Clubiona ? subsultans Thor.				1 : 1		
* *Clubiona pallidula* (Cl.)				1 : 8		
* *Clubiona ? trivialis* C. L. Koch		2 : 5	3 : 13		1 : 2	2 : 2
Clubiona spec. div.	5 : 13	2 : 3	1 : 1	5 : 10	2 : 2	4 : 11
* *Anyphaena accentuata* (Walck.)		5 : 11	2 : 3	3 : 3		3 : 9
* *Zora spinimana* (Sund.)	5 : 8	9 : 34	6 : 21	9 : 38	2 : 4	2 : 3
Agroeca brunnea (Blackw.)		2 : 3	1 : 2	2 : 8		
* *Phrurolithus festivus* (C. L. Koch)	2 : 2	3 : 11	1 : 13			
Phrurolithus ? festivus (C. L. Koch)	1 : 2		1 : 7	1 : 1	1 : 1	
* *Micaria pulicaria* (Sund.)	2 : 2		1 : 4			
* *Agelena labyrinthica* (Cl.)					1 : 1	
* *Coelotes terrestris* (Wider)		4 : 6		1 : 3		
* *Coelotes inermis* L. Koch			1 : 1			
Cicurina cicur Menge		2 : 2		2 : 5		
* *Cryphoeca silvicola* (C. L. Koch)		1 : 1				
* *Hahnia mengei* Kulcz.			1 : 2	2 : 2		
? *Hahnia* spec.				1 : 1		
Antistea elegans (Blackw.)	3 : 4				5 : 16	
? *Antistea elegans* (Blackw.)					1 : 1	
* *Pisaura listeri* (Scop.)		3 : 5				
** *Tricca lutetiana* (Dahl)		1 : 1				
* *Tarentula pulverulenta* (Cl.)	2 : 2	1 : 2	2 : 5	1 : 1	2 : 5	
Trochosa terricola Thor.	1 : 1	3 : 23	3 : 7	4 : 24	1 : 3	
Trochosa ? terricola Thor.		2 : 2	1 : 4	1 : 6		
** *Trochosa spinipalpis* (F. Cambr.)			2 : 2		1 : 1	
Trochosa ? spinipalpis (F. Cambr.)	1 : 1	2 : 4				
Trochosa spec.			2 : 4	2 : 3	2 : 2	
Pirata hygrophilus (Thor.)	12 : 165		6 : 25	9 : 75	4 : 6	
Pirata ? hygrophilus (Thor.)	1 : 7					
** *Pirata piscatorius* (Cl.)	1 : 4					
Pirata piraticus (Cl., Oliv.)	13 : 117			1 : 1		
Pirata latitans (Blackw.)	4 : 16			1 : 1	3 : 5	
Pirata ? latitans (Blackw.)	5 : 16					
* *Lycosa pullata* (Cl.)	2 : 7				1 : 1	
Lycosa ? pullata (Cl.)	6 : 22	1 : 1	3 : 5	1 : 1	6 : 29	1 : 1
* *Lycosa saccata* (L.)	2 : 6					
Lycosa paludicola (Cl.)	2 : 3					
Lycosa spec.					1 : 3	
* Ballus *depressus* (Walck.)		1 : 1		3 : 3		2 : 2
* *Heliophanus cupreus* (Walck.)			1 : 1			1 : 1
Heliophanus ? cupreus (Walck.)		1 : 3				1 : 1
Heliophanus spec.		1 : 2	3 : 4	2 : 4		1 : 1
*? *Euophrys erratica* (Walck.)		1 : 2				
* *Euophrys maculata* Wider		2 : 4	2 : 7	4 : 5	1 : 1	
Euophrys ? maculata Wider		1 : 8		1 : 13		
? *Euophrys maculata* Wider		1 : 5	1 : 3		1 : 1	
* *Neon reticulatus* (Blackw.)	1 : 1		1 : 2	2 : 2	1 : 1	1 : 1

Art	Biot. A	Biot. B	Biot. C	Biot. D	Biot. E	Biot. F
*** *Neon reticulatus* var. *sphagnicola* D.[1]	1 : 1	4 : 10	5 : 11	3 : 6	4 : 25	
Sitticus littoralis Hahn.	2 : 2				1 : 1	
** *Sitticus caricis* (Westr.)	5 : 10				1 : 1	
* *Salticus olearii* Scop.					1 : 1	
* *Dendryphantes rudis* (Sund.) . . .		3 : 5	2 : 5		1 : 1	
Evarcha marcgravii Scop.	4 : 9	7 : 31	5 : 35	4 : 11	5 : 19	4 : 29
Evarcha ? marcgravii Scop..			2 : 4			
Salticide (Gen.? spec.?)						1 : 1
Araneina (unbestimmbare Juv.) .	9 : 38	11 : 48	9 : 48	13 : 71	9 : 67	2 : 21
* *Nemastoma lugubre-bimaculatum* (Fabr.)		5 : 7	1 : 1	4 : 8		
* *Nemastoma quadripunctatum* (Perty)				1 : 1		
* *Nemastoma chrysomelas* (Herm.) .			1 : 1			
Nemastoma spec. [2]		2 : 3	2 : 18	2 : 5		
* *Oligolophus tridens* (C. L. Koch) .	1 : 1		1 : 1	7 : 50		1 : 1
* *Odiellus palpinalis* (Herbst) . . .				7 : 14		
* *Platybunus bucephalus* (C. L. Koch)		3 : 5				
* *Platybunus ? pinetorum* (C. L. Koch)		2 : 4				
* *Liobunum rotundum* (Latr.) . . .						1 : 1
* *Obisium muscorum* Leach		3 : 8	3 : 11	6 : 15	4 : 8	

Tabelle 2.

Verteilung der *Araneina*, *Opiliones* und *Pseudoscorpiones* auf Boden und Vegetation.

Art	Boden		Gräser, Seggen, Kräuter	Fang 23 b: Gräser u. kleine Bäumchen	*Calluna*	Fichtchen	Kiefern	Weiden	Eichen
	zw. u. auf *Sphagnum*	zw. Gras, Graswurzeln, Moos, Fallaub u. Detritus [3]							
Hyptiotes paradoxus								1 : 1	
Dictyna arundinacea	1 : 3	1 : 2	2 : 2	1 : 2	2 : 10	4 : 18	3 : 10	1 : 2	
Dictyna? arundinacea . . .	4 : 5 [4]	2 : 2	3 : 5	.	2 : 7	4 : 35	1 : 2	1 : 12	
Dictyna spec.				1 : 1	2 : 5	5 : 10	1 : 1	1 : 1	
Lathys humilis				1 : 1					
Harpactes lepidus	2 : 4	2 : 2							
Drassodes pubescens		1 : 1							

[1] Diese melanistische Varietät wurde von DAHL 1926 (S. 38) beschrieben. Neigung zum Melanismus als Wirkung des Moorlebens, speziell der Huminsäuren, stellte HOFFMANN (1888) auch bei Schmetterlingen fest.

[2] Wahrscheinlich grösstenteils *Nemastoma lugubre-bimaculatum*.

[3] In diese Rubrik werden auch die dicht oder nur wenige cm über dem Boden gefundenen Webespinnen einbezogen.

[4] 3 : 4 auf Schnee über *Sphagnum*.

Art	Boden: zw. u. auf *Sphagnum*	Boden: zw. Gras, Graswurzeln, Moos, Fallaub u. Detritus [1]	Gräser, Seggen, Kräuter	Fang 23 b: Gräser u. kleine Bäumchen	*Calluna*	Fichtchen	Kiefern	Weiden	Eichen
Drassodes ? pubescens		1 : 1							
Drassodes spec.		1 : 1							
Drassodes spec.	1 : 1								
Zelotes clivicolus	2 : 13	2 : 2							
Zelotes ? clivicolus	3 : 11	1 : 1							
Episinus truncatus		2 : 2			2 : 5	8 : 36	1 : 1		
Euryopis flavomaculata		4 : 5							
Theridion bimaculatum	2 : 2	4 : 5			3 : 6	9 : 80		1 : 1	
Theridion lineatum	2 : 3	3 : 3			1 : 1	7 : 37		2 : 2	1 : 4
Theridion sisyphium				1 : 1	1 : 1	5 : 14	1 : 1	1 : 2	
Theridion ? sisyphium						2 : 4			
Theridion ? impressum				1 : 2		1 : 1		2 : 6	1 : 1
Theridion pallens						1 : 1		2 : 2 [2]	2 : [illegible]
Theridion varians						6 : 20	3 : 3	2 : 8	1 : [illegible]
Theridion bösenbergi							1 : 1		
Theridion tinctum							1 : 2	1 : 1	1 : 1
Theridion saxatile							1 : 1		
Theridion formosum								1 : 1	
Theridion spec.					1 : 1				
Robertus lividus		8 : 15							
Ceratinella brevis		4 : 11				1 : 1			
Ceratinella brevipes		2 : 2				1 : 1			
Ceratinella spec.		2 : 2							
Cnephalocotes obscurus		1 : 1							
Silometopus elegans		1 : 1							
Araeoncus crassiceps	1 : 2	1 : 1							
Araeoncus ? crassiceps		1 : 1						1 : 1	
Araeoncus humilis	1 : 1	1 : 1							
Glyphesis servulus	2 : 3				1 : 1				
Diplocephalus cristatus		1 : 1							
Pocadicnemis pumila	2 : 7	8 : 60			4 : 21	2 : 2			
Pocadicnemis ? pumila		2 : 4							
Entelecara congenera				1 : 3		1 : 1	2 : 2		
Dicymbium nigrum		1 : 1							
Blaniargus herbigradus	2 : 5	1 : 1							
Trachynotus nudipalpis	1 : 1 [3]	4 : 7							
Trachynotus obtusus	1 : 1								
Wideria nodosa	1 : 1								
Wideria languida	1 : 1								
Wideria melanocephala		1 : 1							
Gonatium rubellum						1 : 1			
Dismodicus bifrons		1 : 1		1 : 17		7 : 48	3 : 7	2 : 18	
Trematocephalus cristatus						1 : 1			1 : [illegible]
Gnathonarium dentatum		11 : 41							
Gongylidiellum latebricolum	2 : 3	1 : 1							

[1] Siehe Fussnote 3, Seite 51. [2] 1 Exemplar auf Faulbaumblatt. [3] Auf Schnee über *Sphagn*

Art	Boden		Gräser, Seggen, Kräuter	Fang 23 b: Gräser u. kleine Bäumchen	*Calluna*	Fichtchen	Kiefern	Weiden	Eichen
	zw. u. auf *Sphagnum*	zw. Gras, Graswurzeln, Moos, Fallaub u. Detritus[1]							
rigone dentipalpis	2 : 2					1 : 1	1 : 1	1 : 1	
sthenargus paganus	2 : 5	4 : 5							
aso sundevalli		5 : 7			1 : 1	5 : 13			
ematogmus sanguinolentus	1 : 1								
orrhomma pygmaeum						1 : 1		1 : 1	
orrhomma ? pygmaeum		1 : 1							
orrhomma egeria		1 : 2							
reonetides firmus		1 : 1							
ylyphantes nigritus		1 : 1		1 : 9		1 : 12			
entromerus bicolor		1 : 1							
entromerus expertus	3 : 3	4 : 5							
entromerus ? expertus	1 : 1								
entromerus silvaticus	1 : 2	7 : 20							
Macrargus abnormis		3 : 4							
Macrargus ? abnormis		1 : 2							
schnyphantes rurestris	3 : 8	2 : 7				2 : 2			
? Gen. spec.	1 : 1								
? Gen. spec.		1 : 1							
Bathyphantes dorsalis						2 : 2			
Lephtyphantes pallidus	1 : 1	10 : 12							
Lephtyphantes cristatus		1 : 1				1 : 1			
Lephtyphantes flavipes	1 : 2	17 : 85			4 : 10	11 : 59			
Lephtyphantes spec.		1 : 1							
Drapetisca socialis							1 : 1		
Linyphia ? phrygiana							1 : 1		
Linyphia triangularis		1 : 1			1 : 1	8 : 104	2 : 13	1 : 2	
Linyphia emphana						1 : 1			
Linyphia marginata		5 : 12			4 : 9	17 : 190	1 : 1		
Linyphia ? marginata						1 : 2			
Linyphia peltata						2 : 2			
Linyphia hortensis		2 : 4				1 : 1			
Linyphia pusilla	5 : 10	1 : 1							
Linyphia ? pusilla	1 : 9								
Linyphia clathrata	3 : 3[2]	8 : 14			2 : 10	14 : 222	1 : 1		1 : 1
Floronia frenata		2 : 2			1 : 3	9 : 40	1 : 1		
Pachygnatha degeeri		4 : 4							
Pachygnatha clercki		4 : 18							
Tetragnatha extensa			6 : 16	1 : 1	1 : 1			1 : 1	
Tetragnatha ? extensa			1 : 7						
Tetragnatha pinicola	1 : 1	2 : 3	2 : 2		2 : 5	12 : 87	3 : 8	1 : 12	1 : 11
Tetragnatha ? pinicola	1 : 5	1 : 1	2 : 2			1 : 5			
Tetragnatha solandri	1 : 1		3 : 18			9 : 26	1 : 10	2 : 2	1 : 28
Tetragnatha ? solandri						2 : 2	1 : 4	1 : 1	1 : 1
Tetragnatha obtusa							1 : 1		
Tetragnatha obtusa var. *vera*				1 : 1				1 : 8	

[1] Siehe Fussnote 3, Seite 51. [2] 2:2 auf Schnee über *Sphagnum*.

Art	Boden: zw. u. auf *Sphagnum*	Boden: zw. Gras, Graswurzeln, Moos, Fallaub u. Detritus [1]	Gräser, Seggen, Kräuter	Fang 23 b: Gräser u. kleine Bäumchen	*Calluna*	Fichtchen	Kiefern	Weiden	Eichen
Tetragnatha nigrita						1 : 1	2 : 3	1 : 1	1 : [illegible]
Meta segmentata		4 : 5	3 : 3		3 : 4	14 : 116	2 : 5		1 : [illegible]
Meta ? segmentata						3 : 6			
Mangora acalypha	4 : 4	2 : 3	1 : 1		3 : 5	4 : 9	3 : 4	1 : 2	
Cyclosa conica							2 : 2	1 : 1	
Araneus diadematus			1 : 4			1 : 1			
Araneus marmoreus			1 : 1	1 : 1		2 : 3	2 : 3	1 : 4	
Araneus cucurbitinus	2 : 2			1 : 11		3 : 5	4 : 9	2 : 12	1 : [illegible]
Araneus sturmi				1 : 1					
Araneus ? sturmi								1 : 1	
Araneus triguttatus									1 : [illegible]
Araneus ? triguttatus	1 : 1				1 : 1		1 : 3	1 : 1	1 : [illegible]
Araneus folium			1 : 1						
Araneus spec.				1 : 1		1 : 2	2 : 3		
Singa ? nitidula								1 : 1	
Singa pygmaea	3 : 8	5 : 8			1 : 3	1 : 1		1 : 1	
Singa ? pygmaea						1 : 2			
Singa sanguinea	1 : 1	3 : 3			4 : 4	2 : 4			
Singa ? sanguinea	2 : 2	2 : 2				1 : 1			
Ero furcata		2 : 2			2 : 2	4 : 5			
Coriarachne depressa							1 : 2		
Misumena vatia					2 : 10	1 : 2		1 : 8	
Misumena ? vatia			1 : 1						
Diaea dorsata				1 : 1 (Erle)			1 : 1	1 : 1	
Oxyptila horticola	1 : 3	5 : 6			1 : 1	2 : 2			
Oxyptila ? horticola		2 : 2							
Oxyptila trux		1 : 1							
Oxyptila ? trux	2 : 4	2 : 2							
Oxyptila praticola						1 : 2			
Oxyptila ? praticola					1 : 1	1 : 1			
Oxyptila spec.						1 : 1			
Xysticus cristatus				1 : 1			1 : 1	1 : 1	
Xysticus ? cristatus	1 : 1	1 : 1			1 : 1				
Xysticus pini				1 : 3		1 : 1	3 : 4	1 : 1	1 : [illegible]
Xysticus ? pini		2 : 2				3 : 4	1 : 3		
Xysticus ? lateralis		1 : 2							
Xysticus spec.						1 : 1			
Xysticus spec.						1 : 1			
Synaema globosum								1 : 2	
Philodromus rufus								1 : 1	
Philodromus ? rufus								1 : 1	
Philodromus collinus							1 : 1		
Philodromus ? collinus					1 : 1	1 : 1	2 : 3		
Philodromus aureolus								1 : 1	

[1] Siehe Fussnote 3, Seite 51.

Art	Boden		Gräser, Seggen, Kräuter	Fang 23 b: Gräser u. kleine Bäumchen	*Calluna*	Fichtchen	Kiefern	Weiden	Eichen
	zw. u. auf *Sphagnum*	zw. Gras, Graswurzeln, Moos, Fallaub u. Detritus[1]							
hilodromus ? aureolus . . .				1 : 1	1 : 1	2 : 3	1 : 5		
hilodromus spec. div. . . .	1 : 1[2]						2 : 3		1 : 4
hanatus spec.	1 : 1								
lubiona stagnatilis	2 : 4								
lubiona ? stagnatilis . . .		2 : 5							
lubiona frutetorum						1 : 1		1 : 2	
lubiona subsultans									1 : 1
lubiona ? subsultans . . .						1 : 1			
lubiona pallidula		1 : 8[3]							
lubiona ? trivialis.				1 : 2		4 : 7	2 : 12	1 : 1	
lubiona spec. div.	1 : 1	7 : 18		1 : 1	1 : 2	6 : 9	1 : 1	3 : 7	1 : 1
nyphaena accentuata . . .		2 : 3				5 : 7	2 : 3	2 : 8	2 : 5
ora spinimana	3 : 5	16 : 46			5 : 31	9 : 25	1 : 1		
groeca brunnea.		5 : 13							
hrurolithus festivus		6 : 26							
hrurolithus ? festivus . . .	1 : 1	3 : 10							
Iicaria pulicaria		3 : 6							
gelena labyrinthica	1 : 1								
oelotes terrestris		5 : 9							
oelotes inermis		1 : 1							
icurina cicur		4 : 7							
ryphoeca silvicola		1 : 1							
ahnia mengei		3 : 4							
Hahnia spec.					1 : 1				
ntistea elegans	5 : 16	3 : 4							
Antistea elegans	1 : 1								
isaura listeri		3 : 5							
ricca lutetiana		1 : 1							
arentula pulverulenta . . .	2 : 5	6 : 10							
rochosa terricola	2 : 4	8 : 54							
rochosa ? terricola	1 : 4	3 : 8							
rochosa spinipalpis	1 : 1	2 : 2							
rochosa ? spinipalpis . . .		3 : 5							
rochosa spec.	4 : 6	2 : 3							
irata hygrophilus	8 : 27	19 : 244							
irata ? hygrophilus		1 : 7							
irata piscatorius		1 : 4							
irata piraticus		14 : 118							
irata latitans.	3 : 5	5 : 17							
irata ? latitans		5 : 16							
ycosa pullata.	1 : 1	2 : 7							
ycosa ? pullata	7 : 30	10 : 28				1 : 1			
ycosa saccata.		2 : 6							
ycosa paludicola		2 : 3							
ycosa spec.	1 : 3								

[1] Siehe Fussnote 3, Seite 51. [2] Auf Schnee über *Sphagnum*. [3] In Holzmulm.

Art	Boden: zw. u. auf *Sphagnum*	Boden: zw. Gras, Graswurzeln, Moos, Fallaub u. Detritus[1]	Gräser, Seggen, Kräuter	Fang 23 b: Gräser u. kleine Bäumchen	*Calluna*	Fichtchen	Kiefern	Weiden	Eichen
Ballus depressus		1 : 1				2 : 2		2 : 2	1 : 1
Heliophanus cupreus					1 : 1	1 : 1			
Heliophanus ? cupreus						1 : 3		1 : 1	
Heliophanus spec.		3 : 6			1 : 1	2 : 3		1 : 1	
? Euophrys erratica						1 : 2			
Euophrys maculata	2 : 2	5 : 13			1 : 1	1 : 1			
Euophrys ? maculata		2 : 21							
? Euophrys maculata	1 : 1	2 : 8							
Neon reticulatus	2 : 3	2 : 2			1 : 1	1 : 1			
Neon r. var. *sphagnicola*	7 : 32	8 : 16			2 : 4	1 : 1			
Sitticus littoralis	1 : 1	2 : 2							
Sitticus caricis	1 : 1	5 : 10							
Salticus olearii							1 : 1		
Dendryphantes rudis		1 : 1				1 : 1	4 : 9		
Evarcha marcgravii	4 : 10	6 : 17		1 : 6	4 : 10	8 : 66	4 : 17	3 : 7	1 : 1
Evarcha ? marcgravii		1 : 2				1 : 2			
Salticide (Gen. ? spec. ?)					1 : 1				
Araneina (unbestimmbar)	11 : 79	24 : 90			3 : 28	11 : 63	3 : 15	1 : 18	
Nemastoma lugubre-bimaculatum	1 : 1	9 : 15							
Nemastoma quadripunctatum		1 : 1							
Nemastoma chrysomelas	1 : 1								
Nemastoma spec.	2 : 18	4 : 8							
Oligolophus tridens		4 : 9	1 : 1			4 : 42	1 : 1		
Odiellus palpinalis		3 : 8	1 : 1			3 : 5			
Platybunus bucephalus		1 : 1			1 : 1	1 : 3			
Platybunus ? pinetorum		1 : 3				1 : 1			
Liobunum rotundum							1 : 1		
Obisium muscorum	5 : 14	10 : 24			1 : 4				

[1] Siehe Fussnote 3, Seite 51.

3. Leitformen und charakteristische Arten der Biotope des Löhrmooses.

1. *Grabenrand* (Biotop A).

a. Bodenschicht. Unter den Spinnen, die sich zwischen Torfschlamm, Moos, Wurzelwerk und überhängenden Grasbüscheln der Grabenränder aufhalten, konnten zwei Leitformen festgestellt werden, die ausschliesslich auf diesen Biotop beschränkt sind.

Eine erste ist *Gnathonarium dentatum*. Die Art dürfte ziemlich eng an die unmittelbare Nähe freien Wassers gebunden sein. Die zweite Leitform ist *Pachygnatha clercki*. Ebenso wie *P. degeeri*, die weniger streng biotopgebunden ist, hält sie sich mit Vorliebe an der Basis der überhängenden Seggen- und Grasbüschel auf.

Durch Individuenreichtum treten im Grabenrand-Biotop *Pirata hygrophilus* und *P. piraticus* besonders hervor; sie gehören zu den am stärksten vertretenen Spinnenarten des Löhrmooses. *P. piraticus* ist als Ufertier bekannt. Unter 118 Exemplaren wurde nur eines nicht am Grabenrand gesammelt. *P. hygrophilus* ist zwar individuenreicher, für den Biotop « Grabenrand » aber viel weniger kennzeichnend. Auch die übrigen der hier gefundenen Lycosiden sind nicht streng an die Uferzone gebunden.

Charakteristisch, da stetig auftretend, sind für die Grabenränder ferner einige individuenärmere Arten, die auch im Torfmoos, sonst jedoch in keinem der anderen Bezirke angetroffen wurden. Es sind: *Centromerus expertus*, *Clubiona stagnatilis*, *Antistea elegans* und *Sitticus caricis*.

b. F e l d s c h i c h t . Es sind nur 3 der häufigeren Arten, die Gräser (Cyperaceen, Gramineen) und Kräuter der Gräben und Grabenränder besiedeln. Von diesen ist *Tetragnatha extensa* besonders kennzeichnend für den Biotop. Sie kommt im Löhrmoos nur vereinzelt an anderen Stellen vor. Sie spannt ihre Netze nicht am Rande, sondern stets ü b e r den Gräben aus. *Tetragnatha solandri*, die an den gleichen Stellen ebenfalls häufig vorkommt, tritt jedoch auch in allen anderen Biotopen auf.

Dictyna arundinacea besiedelt krautige Gewächse am Grabenrande. Sie legt ihre kleinen unregelmässigen Gewebe mit Vorliebe im Doldenansatz der an der Gräben häufigen Umbellifere *Peucedanum palustre* (L.) oder in den Blattwinkeln und zwischen den Blüten von *Lysimachia vulgaris* (Primulacee) an.

Sehr charakteristisch für den Graben-Biotop ist nicht nur das Vorkommen, sondern auch das Fehlen gewisser Spinnen, so fast aller *Theridion*- und *Araneus*-Arten.

2. *Trockener Grasbezirk* (Biotop B).

a. B o d e n s c h i c h t . Als Leitform dieses Areals und zugleich des ganzen Biotops B kann *Pisaura listeri* gelten. Die Art

dürfte kaum in einem anderen Biotop des Löhrmooses zu finden sein. Ihr Wohnort wird durch DAHL (1927, S. 7) sehr treffend gezeichnet. Es ist eine typische Waldlichtungsform.

Charakteristisch, aber nicht biotopgebunden, sind *Pocadicnemis pumila*, *Lephtyphantes flavipes*, *Oxyptila horticola* und *Phrurolithus festivus*. *Trochosa terricola*, neben *L. flavipes* die individuenreichste Spinne der Bodenschicht, kennzeichnet den Biotop ebenfalls recht gut, ist aber auch keineswegs auf diesen Bezirk beschränkt. Unter den Weberknechten trifft man *Nemastoma lugubre-bimaculatum* hier recht häufig an.

b. Calluna. Die Spinnenassoziation des Heidekrautes unterscheidet sich von der der Bodenschicht in erster Linie durch die weit geringere Artenzahl und das Fehlen fast aller Micryphantiden. Recht charakteristisch ist die Clubionide *Zora spinimana*, die hier ihre grösste Individuenzahl erreicht.

c. Fichtchen. Diese Formation wird charakterisiert durch die Theridiiden, Linyphiiden und *Tetragnatha pinicola*. *Theridion bimaculatum* herrscht unter den Kugelspinnen weitaus vor. Von den Linyphiiden sind *Linyphia triangularis*, *marginata* und *clathrata*, sowie *Floronia frenata* am individuenreichsten. In der wärmeren Jahreszeit sind die jungen Fichten von den glockigen *Linyphia-* und den flachen *Floronia*-Netzen förmlich überhäuft, so dass ein quantitatives Sammeln unmöglich wird. *Tetragnatha pinicola* ist zwar überall zu finden, erreicht aber hier weitaus die höchste Individuenzahl, ebenso die Springspinne *Evarcha marcgravii*, eine der häufigsten Spinnen des Löhrmooses.

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass die Fichtchen eine der von Spinnen am stärksten besiedelten Formationen des Löhrmooses darstellen. Verglichen mit der Bodenschicht des Biotops B sind sie etwas artenärmer, dafür aber wesentlich individuenreicher.

d) Kiefern. Die jungen Kiefern ergaben im Gegensatz zu den Fichtchen eine viel geringere Ausbeute an Arten und Individuen. Dies liegt zunächst an dem starken Zurücktreten der Kiefer gegenüber der Fichte im Löhrmoos, sicher aber auch an den weit auseinanderstehenden Aesten und Nadeln, die weder eine gute Gelegenheit zur Netzanlage noch geeignete Schlupfwinkel bieten. Die einzige Art, die Kiefern vor Fichten zu bevorzugen scheint, ist *Dendryphantes rudis*; doch könnte dies nur anhand von grösserem

Material sicher entschieden werden. Röwer gibt (1928, S. 46) als Fundstellen an: « Auf Gebüsch (Kiefern) ».

e) Eichen. Hervorzuheben ist das Vorkommen von *Theridion pallens*, einer Art, die zwar nicht als strenge Leitform der Eichen angesprochen werden kann, für diese aber sowohl nach Bösenberg (S. 107), wie nach Röwer (S. 55) und de Lessert (S. 103) besonders charakteristisch ist. Die auf Fichtchen häufigen Kugelspinnen kommen auf Eichen gar nicht *(Theridion bimaculatum !)* oder nur in geringer Zahl vor. Besonders individuenreich sind auf Eichen *Tetragnatha solandri* und *Araneus cucurbitinus*.

3. *Uebergangsbiotop* (Biotop C).

Diese Zone wurde hauptsächlich von den anderen Biotopen abgegrenzt, um die Spinnen dieses Bezirkes nicht willkürlich dem einen oder anderen Lebensraum zuteilen zu müssen, was das Bild der Moorspinnenfauna stark fälschen würde. Wir haben es in diesem Areal mit einer Misch-Spinnenfauna zu tun, die sich sowohl aus Arten zusammensetzt, die hauptsächlich der *Sphagnum*-Fläche angehören *(Zelotes clivicolus, Lycosa? pullata)*, wie aus solchen, die die Randbezirke charakterisieren und nicht oder nur spärlich bis ins Torfmoos vordringen, und endlich aus Arten, die in allen Biotopen vorkommen. Bei der höheren Vegetation (Fichtchen, Kiefern) machen sich keine Unterschiede gegenüber den anderen Biotopen geltend.

4. *Erlenbestände* (Biotop D).

a) Bodenschicht. Als Leitform des Bodens, der aus Fallaub, Detritus und Moos besteht,— zugleich auch als Leitform des gesamten Biotops D — möchte ich (vorläufig) *Macrargus abnormis* bezeichnen.

Bösenberg (S. 74) nennt als Fundort « Gebüsch in einem dichten niederen Walde ». Die Art ist jedoch ein ausgesprochenes Bodentier und in jenem Falle wohl nur zufällig auf höhere Vegetation gelangt. De Lessert (S. 227) gibt als Aufenthaltsort an : « Dans les feuilles mortes et les mousses ». Dies ist sicher der bevorzugte Wohnort dieser Spinne. Rabeler (1931, S. 196) fand sie im Göldenitzer Moor in modernder *Molinia*.

Sehr charakteristisch für die Bodenschicht ist ferner *Pirata hygrophilus*, die wie alle *Pirata*-Arten in Biotop B fehlt. Hier ist sie etwas weniger häufig als am Grabenrand. *Centromerus silvaticus* erreicht in diesem Biotop seine grösste Individuenzahl. *Lephtyphantes flavipes* ist ebenfalls noch zahlreicher als in Biotop B. Das gleiche gilt auch für den kleinen Pseudoskorpion *Obisium muscorum*. Im übrigen weist die Bodenschicht dieses Lebensraumes viele Uebereinstimmungen mit derjenigen des Grasbezirkes (Biot. B) auf.

b) Feldschicht. Krautige Pflanzen sind im Erlenwald nur vereinzelt vorhanden, daher nur wenige Spinnenfunde. Das Brombeergestrüpp, das vielfach den Boden bedeckt, ist nicht speziell auf Spinnen untersucht worden. In Sommer ist es, wie die Fichtchen, von *Linyphia*-Netzen überzogen. Die Spinnenassoziation der *Calluna* unterscheidet sich nicht von derjenigen in Biotop B. Auch hier fällt wieder die im Vergleich zur Bodenfauna grosse Artenarmut auf.

c) Fichtchen. Wie bei der *Calluna* ändern die im Erlenwald herrschenden besonderen Lebensbedingungen (viel Schatten !) an der Zusammensetzung der die Fichtchen besiedelnden Spinnen nicht viel. Auffallend ist jedoch gegenüber den anderen Biotopen die besonders hohe Individuenzahl der meisten für die Fichtchen charakteristischen Spinnen. *Episinus truncatus* ist hier wesentlich häufiger als in Biotop B und C; *Theridion bimaculatum* tritt dagegen fast ganz zurück, während *Theridion lineatum* an Zahl stark zunimmt. Ferner übertrifft hier *Linyphia clathrata* zahlenmässig recht stark *L. marginata*, während sich in den anderen Biotopen kein nennenswerter Unterschied zeigt. *Meta segmentata* kommt im Erlenbezirk den genannten *Linyphia*-Arten fast gleich und trägt hier wesentlich zur Charakteristik des Fichtchen-Biotops bei. Schliesslich sei noch ein Weberknecht, *Oligolophus tridens*, genannt, der zwar auf dem Boden nicht selten ist, auf den Fichtchen aber besonders häufig angetroffen wird. Er scheint vom Schatten stark abhängig, da er nur ausnahmsweise in anderen Biotopen gefunden wurde.

5. *Torfmoosflächen* (Biotop E).

a) Sphagnum. Sphagnobionte Arten wurden im Löhrmoos nicht festgestellt. Als charakteristisch für Torfmoos erwiesen sich

im Löhrmoos folgende Arten, die sich zwischen oder dicht über dem *Sphagnum* vorfanden:

Zelotes clivicolus	*Antistea elegans*
Centromerus expertus	*Lycosa pullata*
Linyphia pusilla	*Neon reticulatus* var. *sphagnicola*

Der relative Individuenreichtum von *Zelotes clivicolus* im *Sphagnum* fällt auf, da diese Art erst einmal von einem Hochmoor gemeldet wurde (Rabeler, 1931, S. 193 u. 204). *Centromerus expertus* ist nach Dahl (1921, S. 28) ein Sphagnumbewohner. Ob die Art sphagnophil ist, oder allgemein feuchtes Moos bevorzugt, scheint noch nicht sicher festzustehen (vgl. Rabeler, l. c., S. 203). De Lessert (S. 219) gibt an: « Dans les détritus de marais ». Die Angaben Bösenbergs und Röwers über die Art scheinen mir zweifelhaft [1]. *Linyphia pusilla* wurde im Löhrmoos mit Ausnahme eines Exemplares (Grabenrand) ausschliesslich im bzw. auf *Sphagnum* gefunden. In anderen Gebieten wurde sie meist auf etwas höherer Vegetation (Gräser, Zwergsträucher) gesammelt. *Antistea elegans* zeigt eine gewisse Vorliebe für Torfmoos, ohne dass die Art als ausgeprägt sphagnophil bezeichnet werden könnte. Dies beweist allein schon ihr Vorkommen am Grabenrande. *Lycosa pullata* ist (bei Einbeziehung der fraglichen Exemplare) im Löhrmoos im *Sphagnum* fast ebenso häufig wie am Grabenrande und ist für die Torfmoosfläche sehr charakteristisch. Die von Bartels (1931, S. 25) aus dem Löhrmoos gemeldete juvenile Lycoside, die von Schenkel als « *Lycosa riparia sphagnicola* Dahl ? » bestimmt wurde, ist m.E. höchst wahrscheinlich *L. pullata*, da nie ein erwachsenes Tier von *L. riparia* festgestellt werden konnte. Die Varietät *sphagnicola* von *Neon reticulatus* ist bisher nur von Dahl (1926, S. 38) aus Torfmoos gemeldet worden. Allgemein wird Moos in Wäldern als Wohnort der Hauptform angeführt. Die Art ist auch im Löhrmoos nicht auf *Sphagnum* beschränkt, ist hier jedoch am individuenreichsten. Zwischen der Hauptform und der melanistischen Varietät (vgl. S. 51, Fussnote 1) finden sich fliessende Uebergänge. Sogar im *Sphagnum* selbst kommen ausnahmsweise helle Exemplare vor, und die dunklen finden sich auch in anderen Biotopen.

Allgemein fällt auf, dass im *Sphagnum* die Individuenzahl der hier auftretenden Arten äusserst gering ist, die Lebensbedingungen für die meisten Arten demnach hier recht schlecht sind (zu nass?).

Es sei noch hervorgehoben, dass eine grosse Zahl von Spinnen, hauptsächlich von Micryphantiden, im *Sphagnum* nur in juvenilem Zustande gefunden wurden; möglicherweise enthält dieses unbe-

---

[1] Bösenberg (S. 132) gibt an, die Art auf niederem Gesträuch gefunden zu haben. Vielleicht beruht dies auf Irrtum, oder aber es handelt sich um ein verirrtes Exemplar. Wenn Röwer (1928, S. 83) sagt « auf niederem Gesträuch und Moos nasser Stellen », so liegt der ersten Angabe wohl Bösenbergs Bemerkung zugrunde.

stimmbare Material noch manche für das Torfmoos charakteristische Art.

b) Gräser. Die ausserordentlich spärliche Besiedlung der Gräser durch Spinnen ist sehr auffallend. Eine viel stärkere Frequenz von *Dictyna arundinacea*, besonders in den Köpfchen der Wollgräser, wäre zu erwarten gewesen. Ferner ist das fast völlige Fehlen der Radnetzspinnen über der *Sphagnum*fläche erstaunlich. Die sonst recht eurytope Kreuzspinne *(Araneus diadematus)* soll nach Rabeler (1931, S. 209) bei keiner Mooruntersuchung in mehr als sieben Exemplaren gefunden worden sein. *Araneus folium*, die gerade Gräser zur Netzanlage besonders bevorzugt, fehlt im Löhrmoos fast ganz.

Worauf die Arten- und Individuenarmut der Spinnen an den Gräsern im Löhrmoos beruht, ist nicht klar (häufiger Wind ? Mangel an Beutetieren ?).

c) Kiefern. Die wenigen, vestreut stehenden Bäumchen ergaben naturgemäss auch nur eine geringe Ausbeute. Die meisten Arten wurden nur in einem Exemplar erbeutet. *Linyphia triangularis* erwies sich noch am zahlreichsten (12 Exemplare).

6. *Weidengebüsche* (Biotop F).

Die Gebüschkomplexe bilden im Löhrmoos keinen so einheitlichen Lebensraum wie etwa der Erlenwald. Laubbäumchen sind auch in anderen Biotopen, wenn auch mehr vereinzelt vorhanden. Sehr charakteristisch, wenn auch wenig zahlreich für die Gebüsch-Formation (nicht speziell Weiden), ist *Theridion pallens* (vgl. S. 52). Individuenarm, aber doch recht kennzeichnend ist auch die gelbe Krabbenspinne *Misumena vatia*, die jedoch auf niederer Vegetation noch zahlreicher vorkommt.

Ohne für Gebüsch irgendwie spezifisch zu sein, zeichnen sich auf Weiden folgende Arten durch Individuenreichtum aus: *Dictyna arundinacea*, *Dismodicus bifrons*, *Tetragnatha pinicola* und *Araneus cucurbitinus*.

4. Ueber den Charakter der Spinnenfauna des Löhrmooses.

Die Spinnenbiozönose des Löhrmooses setzt sich aus verschiedenen ökologischen Gruppen zusammen, wobei sich freilich scharfe Grenzen nicht ziehen lassen.

1. Spinnen der Wald- und Waldlichtungs- (einschliesslich der Gebüsch–) vegetation. Zu diesen gehört ein grosser Teil der Spinnen, die in den Rand- und Zwischenbezirken des Löhrmooses (Biotop B, teilweise C, ferner D und F) am zahlreichsten gefunden wurden. Es treten hier besonders Theridiiden *(Th. bimaculatum !)* und Linyphiiden *(Lephtyphantes flavipes, Linyphia triangularis, marginata* und *clathrata !)*, unter den Argiopiden vor allem *Meta segmentata* hervor. Vielfach sind es Spinnen, die eine dichte Unterlage für ihren Netzbau bevorzugen und daher fast überall dort vorkommen, wo sich die geeignete Vegetation (hier Fichtchen) vorfindet, wobei aber auch Beschattungsverhältnisse jedenfalls eine Rolle spielen (vgl. S. 60: *Meta !*)

Diese Spinnengruppe ist von den Mooreigenschaften weitgehend oder ganz unabhängig. Sie wurde trotzdem hier berücksichtigt, weil sie ganz allgemein den Randbezirk eines Hochmoores (auch Zwischenmoores) recht gut kennzeichnet und so indirekt zur Charakterisierung des Gebietes beiträgt. Ausserdem lässt ein zahlenmässiger Vergleich der sowohl im Rand- als im Hauptbezirk des Moores auftretenden Arten einen Schluss darüber zu, 1. ob eine Form eurytop ist, oder ob sie 2. im eigentlichen Moorbezirk optimale Verhältnisse vorfindet oder 3. dort nur Zufallsgast ist.

2. Spinnen der Zwergsträucher, Kräuter und Gräser. Auch hierher gehört eine Reihe ausgesprochen eurytoper Formen aus allen oder fast allen untersuchten Biotopen, die sowohl an feuchten, wie an trockenen Stellen gleich häufig vorkommen, sofern nur die geeignete niedere Vegetation vorhanden ist, die sie für ihre Gewebe und als Lauerplätze bevorzugen. Beispiele: *Dictyna arundinacea*, *Mangora acalypha*, *Singa sanguinea*. Andere Formen dagegen, wie etwa *Linyphia pusilla*, *Tetragnatha extensa* und *solandri* kommen in feuchtem Gelände am besten fort, so dass die Zusammensetzung dieser zweiten ökologischen Gruppe bereits einige allgemeine Schlüsse auf die Eigenschaften des Gebietes zulässt.

3. Bodenspinnen. Naturgemäss werden diese Formen von den Mooreigenschaften am stärksten betroffen. Unter ihnen sind die meisten hygrophilen Arten, besonders Micryphantiden und Lycosiden vertreten (vgl. unten). Daneben finden wir auch hier eine Anzahl eurytoper Moos- und Detritusbewohner, z.B. *Zelotes clivicolus*, viele Micryphantiden, ferner *Oxyptila horticola* und *Xeon reticulatus*.

Betrachten wir die Spinnenausbeute in bezug auf den Grad ihrer Hochmoorabhängigkeit, so lässt sich folgendes feststellen:

1. Tyrphobionte und tyrphophile Spinnenarten, soweit sie bisher sicher als solche bekannt geworden sind [1], wurden nicht aufgefunden, vermutlich wegen der Kleinheit des Gebietes. Mit ziemlich grosser Wahrscheinlichkeit dürfen *Trochosa spinipalpis*, evtl. auch *Pirata hygrophilus* [2] als tyrphophil bezeichnet werden (vgl. Dahl 1927, S. 56 u. 60; Peus 1928, S. 56). 2 Arten dürften sich ferner möglicherweise als tyrphophil erweisen: *Gongylidiellum latebricolum* und *Sitticus caricis*. Für die erste Art gibt Röwer als Wohnort unter anderem Hochmoore an, ferner fand Rabeler (1931) sie im Göldenitzer Moor und Schubert (1933) im Moosebruch. Schubert weist (S. 334) bereits darauf hin, dass die Art vielleicht tyrphophil sei. *Sitticus caricis* stellte Dahl (1926) mehrfach in Hochmooren, hauptsächlich im *Sphagnum* fest, und auch in der Zehlau (Dampf und Skwarra) wurde sie auf der Hochfläche gefunden. Da die Art eine recht geringe Ortsdichte besitzt, ist jedoch eine sichere ökologische Beurteilung bis jetzt nicht möglich.

2. Hygrophile (und paludophile) Arten. Als solche können (ausser den oben genannten) gelten:

Cnephalocotes obscurus [R[3]]	*Bathyphantes dorsalis* [L]
Glyphesis servulus [L]	*Linyphia pusilla ?* [L, (B, R)]
Pocadicnemis pumila [B, R]	*Pachygnatha degeeri* [B, L, R]
Diplocephalus cristatus [L, R]	*Pachygnatha clercki* [B, L, R]
Gnathonarium dentatum [B, R]	*Tetragnatha extensa* [B, L, R]
Porrhomma pygmaeum [L, R]	*Tetragnatha solandri* [B, L, R]
Centromerus expertus [L, R]	*Tetragnatha nigrita* [B, L, R]

---

[1] Tyrphobiont: *Heliophanes dampfi* Schkl. (Schenkel in: Dampf und Skwarra, l. c., S. 133). Tyrphophil: *Oreonetides imbecillior* Dahl, *Oreonetides validior* Dahl, *Centromerus arcanus* Cambr., *Pirata uliginosus* Thor., *Pirata piccolo* Dahl, *Lycosa riparia sphagnicola* (Dahl). Vgl. Dahl, 1921, S. 28; Schenkel in: Dampf und Skwarra, l. c., S. 132; Peus, 1928, S. 612 f.

[2] *P. hygrophilus* tritt im Löhrmoos im nassen Sphagnum des Hauptbezirks (Biot. E) gegenüber dem Vorkommen an den Grabenrändern sehr stark zurück.

[3] Da die Angaben über die Oekologie der Spinnen bei den verschiedenen Autoren zuweilen nicht übereinstimmen, sich z.T. sogar widersprechen, sind jeweils die Autoren angeführt, nach denen die betreffenden Arten an feuchten Stellen oder freiem Wasser vorkommen bzw. diese Orte bevorzugen. B = Bösenberg, D = Dahl 1926, L = de Lessert 1910, R = Röwer 1928.

Araneus marmoreus [B, L]
Singa nitidula [B, L, R]
Xysticus cristatus [L]
Synaema globosum [L]
Antistea elegans [B, L, R]
Arctosa leopardus[1] [B, L, R, D]
Pirata piscatorius [B, D, L, R]
Pirata piraticus [B, D, L, R]
Pirata latitans [B, D, L, R]
Lycosa saccata [D, L, R]
Lycosa paludicola [B, D, L, R]
Sitticus littoralis [B, D, L]

3. Eurytope Arten: Hierher gehört die Hauptzahl der im Löhrmoos gesammelten Formen.

4. Tyrphoxene: Als ausgesprochener Irrgast ist im Löhrmoos sicher *Agelena labyrinthica* zu bezeichnen, die als Bewohnerin sonniger Hecken an feuchten Orten sonst nie vorkommt.

Die Zusammensetzung der Spinnengemeinschaft aus einem grösseren Stamm feuchtigkeitsliebender Moos-, Detritus- und Uferspinnen, sowie eurytoper Wald- und Waldlichtungsformen lässt den Charakter des untersuchten Gebietes bereits in groben Umrissen erkennen, obwohl sichere Leitarten für Hochmoorgebiet fehlen.

Ein Lebensraum wird jedoch nicht nur durch das Vorhandensein bestimmter ökologischer Faunenelemente, sondern wesentlich auch durch die Vergesellschaftung einer Anzahl fest beheimateter Arten gekennzeichnet. Fest beheimatet ist eine Art dann, wenn sie in mehreren Vergleichsgebieten stetig auftritt. Auch hohe Individuenzahlen im Hauptbezirk des Gebietes — bei ausgeprägten Hochmooren die Hochfläche, in unserem Fall die *Sphagnum*fläche mit den Gräben — können über die Frage der Beheimatung Aufschluss geben.

Sieben verschiedene Hochmoorgebiete, und zwar nur die Hochflächen und entsprechende Biotope, seien mit dem Löhrmoos (nur *Sphagnum*fläche und Grabenränder) hinsichtlich ihrer Spinnenfauna verglichen[2]:

1. Estländische Hochmoore [Dampf 1924].
2. Das Zehlau-Moor (Ostpreussen) [Dampf u. Skwarra 1925].
3. Das Schwentlund (Ostpreussen) [Dampf u. Schenkel 1928].

[1] Nur von Bartels (1931) in 1 juvenilen Exemplar im Löhrmoos festgestellt.

[2] Die von Kleiber untersuchten Hochmoore wurden auf Spinnen nur ungenau bearbeitet und werden deshalb hier nicht berücksichtigt.

4. Die Seefelder (Schlesien) [Harnisch 1925].
5. Die Nordwestdeutschen Hochmoore [Peus 1928].
6. Das Göldenitzer Hochmoor (Mecklenburg) [Rabeler 1931].
7. Das Hochmoorgebiet des Moosebruches (Ostsudeten) [Schubert 1933].

Nur Arten, die ausser im Löhrmoos in mindestens zwei weiteren Vergleichsgebieten in den genannten Biotopen sicher nachgewiesen wurden, sind in der folgenden Tabelle verzeichnet.

Tabelle 3.

Zeichenerklärung: E = Estländische Hochmoore; Z = Zehlau; S = Schwentlund; Sr = Seefelder; ND = Nordwestdeutsche Hochmoore; G = Göldenitzer Hochmoor; M = Moosebruch.

Art	E	Z	S	Sr	ND	G	M
Dictyna arundinacea		*	*		*	*	*
Theridion bimaculatum			*	*	*		
Theridion sisyphium	*	*				*	
Theridion impressum		*				*	
Theridion tinctum	*		*				
Araeoncus humilis		*	*			*	
Pocadicnemis pumila		*				*	
Blaniargus herbigradus		*			*	*	
Gongylidiellum latebricolum [1]						*	*
Erigone dentipalpis		*	*			*	
Linyphia pusilla	*	*	*		*	*	*
Pachygnatha degeeri		*				*	*
Tetragnatha extensa	*	*	*		*	*	*? [2]
Tetragnatha obtusa		*	*				
Meta segmenta						*	*
Mangora acalypha		*				*	*
Araneus diadematus				*		*	*
Araneus marmoreus	?*	*	*			*?	
Araneus cucurbitinus	*	*	*	*	*	*	*
Araneus sturmi	*		?*	*		*?	
Araneus folium	*		*?		*		
Singa pygmaea	*				*		
Oxyptila horticola		*				*	*
Xysticus cristatus	*	*			*		
Clubiona trivialis	*	*	*				*
Antistea elegans					*	*	
Trochosa spinipalpis		*				*	
Dendryphantes rudis		*		*			
Evarcha marcgravii	*	*				*	

[1] Im Löhrmoos nur im *Sphagnum* des Uebergangsbiotops (C) gefunden.
[2] Ein ? nach dem * bezieht sich auf die Spezies, ein ? vor dem * auf den Fang.

Die genannten Arten lassen sich nach der Zahl der Vergleichsgebiete, in denen sie auftreten, in folgende Gruppen gliedern:

In acht Vergleichsgebieten (inkl. Löhrmoos) treten auf:

Araneus cucurbitinus (inkl. « *A. c. opisthographica* »; vgl. S. 49, Anm.).

In sieben Vergleichsgebieten:

Linyphia pusilla.

In sechs Vergleichsgebieten:

Dictyna arundinacea,
Tetragnatha extensa (ausserdem Moosebruch ?).

In vier Vergleichsgebieten:

Theridion bimaculatum,
Theridion sisyphium,
Araeoncus humilis,
Blaniargus herbigradus,
Erigone dentipalpis,
Pachygnatha degeeri,
Mangora acalypha,
Araneus diadematus,
Oxyptila horticola,
Xysticus cristatus,
Clubiona trivialis (ausserdem Löhrmoos ?),
Evarcha marcgravii.

In drei Vergleichsgebieten:

Theridion lineatum,
Theridion impressum,
Theridion tinctum,
Pocadicnemis pumila,
Tetragnatha obtusa,
Meta segmentata,
Araneus marmoreus (ausserdem Estländ. Hochmoore? u. Göldenitzer Moor?),
Araneus sturmi (ausserdem Schwentlund ? u. Göldenitzer Moor ?),
Araneus folium (ausserdem Schwentlund ?),
Singa pygmaea,
Singa sanguinea,
Antistea elegans,
Dendryphantes rudis.

Einige der genannten Arten gehören sowohl im Löhrmoos als auch in mehreren Vergleichsgebieten zu den häufigsten Spinnen. So wird übereinstimmend von mehreren Hochmooren *Dictyna arundinacea* als eine der häufigsten oder sogar als die häufigste Form angegeben (Dampf u. Skwarra 1925, S. 132; Peus 1928, S. 610; Rabeler 1931, S. 212). In kleinerem oder grösserem

Abstande folgt *Tetragnatha extensa*, die von Schenkel (in: Dampf u. Skwarra) und Rabeler (l. c.) ebenfalls zu den individuenreichsten Hochmoorspinnen gezählt wird. In Uebereinstimmung mit der Zehlau und dem Schwentlund steht auch die relativ hohe Individuenzahl von *Linyphia pusilla*, die in den Nordwestdeutschen Hochmooren und im Göldenitzer Moor ebenfalls regelmässig, wenn auch in geringerer Zahl vorkommt. Ein stetiges Vorkommen im Löhrmoos und in verschiedenen Vergleichsgebieten zeigen ferner *Araneus cucurbitinus*, *Mangora acalypha*, *Singa pygmaea*, *Xysticus cristatus*, *Antistea elegans*.

Es ist gut möglich, dass auch einige der wegen ihrer stets geringen Ortsdichte mehr vereinzelt in den untersuchten Mooren auftretenden Arten bodenständig sind, so etwa die Detritus- und Moosspinnen *Gongylidiellum latebricolum*, *Araeoncus humilis*, *Blaniargus herbigradus*, *Oxyptila horticola*.

Einige andere der oben genannten Arten sind dagegen auf der Torfmoosfläche des Löhrmooses sehr wahrscheinlich als Zufalls- oder Irrgäste zu bezeichnen, da sie hier nur vereinzelt, in den Randbezirken des Moores dagegen meist in grösserer Anzahl zu finden sind. Hiefür spricht auch ihr bloss vereinzeltes Vorkommen auf den Hochflächen der Vergleichsgebiete. Es sind dies *Theridion lineatum*, *Th. sisyphium*, *Th. tinctum*, *Th. bimaculatum (?)*, *Meta segmentata*, *Araneus diadematus*.

Nach ihrem Individuenreichtum sind folgende auf der *Sphagnum*fläche (einschliesslich Grabenränder [1]) gefundenen Arten im Löhrmoos als fest beheimatet anzusehen. Sie sind nach der Zahl der gefangenen Exemplare zusammengestellt:

Lycosa pullata (8 + ? 51),
Neon reticulatus + var. *sphagnicola* (28),
Evarcha marcgravii (28),
Pocadicnemis pumila (25),
Tetragnatha extensa (17 + ? 7),
Zelotes clivicolus (24),
Dismodicus bifrons (23),
Linyphia pusilla (11 + ? 9),

[1] Arten, die nur an den Grabenrändern zahlreich sind, sich aber im *Sphagnum*areal nur vereinzelt oder gar nicht vorfinden, werden bei dieser Liste nicht mitberücksichtigt *(Pirata*-arten, *Gnathonarium)*.

Antistea elegans (20),
Dictyna arundinacea (9 + ? 9),
Singa pygmaea (16),
Araneus cucurbitinus (14).

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass die allgemeine Zusammensetzung der Spinnenfauna des Löhrmooses, die Häufigkeits- und Stetigkeitsverhältnisse, die fest beheimateten Arten — trotz Fehlens tyrphobionter und ausgesprochen tyrphophiler Formen — das Gebiet als Hochmoor recht gut kennzeichnen dürften.

LITERATUR.

1931. Bartels, M. *Beitrag zur Kenntnis der Schweizerischen Spinnenfauna.* Rev. suisse Zool., 38.

1901-03. Bösenberg. W. *Die Spinnen Deutschlands.* Zoologica 14. Stuttgart.

1912. Dahl. F. *Ueber die Fauna des Plagefenngebietes.* Beitr. Naturdenkmalpflege, 3.

1921. —— *Grundlagen einer ökologischen Tiergeographie.* G. Fischer. Jena.

1926. —— *Springspinnen (Salticidae).* In: *Die Tierwelt Deutschlands.* 3. Teil. G. Fischer, Jena.

1927. —— *Lycosidae s. lat.* Ebenda, 5. Teil.

1924. Dampf. A. *Zur Kenntnis der estländischen Hochmoorfauna. II.* Sitzgsber. naturforsch. Ges. Univ. Dorpat, 31.

1925. Dampf. A. u. Skwarra. E. *Beiträge zur Fauna des Zehlau-Hochmoores in Ostpreussen.* Schr. phys.-ökon. Ges. Königsberg i. Pr., 64.

1928. Dampf. A. u. Schenkel. E. *Ostpreussische Spinnen.* Ebenda. 65.

1918. Häberli. A. *Biologische Untersuchungen im Löhrmoos.* Rev. suisse Zool., 26.

1925. Harnisch. O. *Studien zur Oekologie und Tiergeographie der Moore.* Zool. Jahrb. Abt. Syst., 51.

1929. —— *Die Biologie der Moore.* In: *Die Binnengewässer.* Bd. 7. E. Schweizerbart, Stuttgart.

1888. HOFFMANN, A. *Lepidopterenfauna der Moorgebiete des Oberharzes.* Stett. Entom. Zeit., 49.

1928. KÄSTNER, A. *Opiliones.* In: *Die Tierwelt Deutschlands.* 8. Teil, G. Fischer, Jena.

1911. KLEIBER, O. *Die Tierwelt des Moorgebietes von Jungholz im südlichen Schwarzwald.* Archiv f. Naturgesch. 1, Suppl. 3.

1910. LESSERT, R. DE. *Araignées.* In: *Catalogue des Invertébrés de la Suisse.* Fasc. 3.

1911. —— *Pseudoscorpions.* Ebenda, Fasc. 5.

1917. —— *Opilions.* Ebenda, Fasc. 9.

1928. PEUS, F. *Beiträge zur Kenntnis der Tierwelt nordwestdeutscher Hochmoore.* Z. Morph. u. Oekol. Tiere, 12.

1932. —— *Die Tierwelt der Moore.* In: Hdbuch d. Moorkde, 3. Gebr. Bornträger, Berlin.

1931. RABELER, W. *Die Fauna des Göldenitzer Hochmoores in Mecklenburg.* Z. Morph. u. Oekol. Tiere, 21.

1928. RÖWER, F. C. *Araneae.* In: *Die Tierwelt Mitteleuropas,* Bd. 3. Quelle u. Meyer, Leipzig.

1918. SCHENKEL, E. *Neue Fundorte einheimischer Spinnen.* Verh. Naturf. Ges. Basel, 29.

1923. —— *Beitrag zur Spinnenkunde.* Ebenda, 34.

1925. —— *Beiträge zur Kenntnis der schweizerischen Spinnenfauna. I.* Rev. suisse Zool., 32.

1926. —— *Idem. II.* Ebenda, 33.

1927. —— *Idem. III.* Ebenda, 34.

1929. —— *Idem. IV.* Ebenda, 36.

1933. —— *Idem. V.* Ebenda, 40.

1927. —— *Beitrag zur Spinnenkunde. I.* Zool. Anz., 72.

1929. —— *Idem. II.* Ebenda, 83.

1936. —— *Kleine Beiträge zur Spinnenkunde.* Rev. suisse Zool., 43.

1933. SCHUBERT, K. *Beiträge zur Kenntnis der Tierwelt des Moosebruches im Altvatergebirge (Ostsudeten).* Z. Morph. u. Oekol. Tiere, 27.

Tome 44, nº 5. — Janvier 1937.

Laboratoire d'Anatomie normale, Université de Genève.
Osborn Memorial Laboratory, Yale University,
New-Haven (U.S.A.).
(Fellowship of the Rockefeller Foundation.)

Le trajet anormal des nerfs sous l'influence des membres greffés en position hétérotopique chez des larves d'Amphibiens urodèles

par

J. SZEPSENWOL

Avec 14 figures dans le texte.

SOMMAIRE

INTRODUCTION

Depuis que la théorie caténaire de la croissance nerveuse s'est effritée, à la suite des expériences de Harrison (cultures de tissus, destruction de la crête ganglionnaire ou des cornes antérieures de la moelle) et que l'unité anatomique et embryologique du neurone s'est imposée, la question des facteurs qui déterminent la crois-

sance de la fibre nerveuse dans un sens donné ne pouvait plus être négligée. De nombreux auteurs se sont alors mis à l'étude de ce problème; plusieurs hypothèses ont été proposées, dont les plus importantes peuvent être classées en deux groupes comprenant:

1º Les théories admettant des voies préexistantes et prédéterminées.

2º Les théories défendant la présence de facteurs dirigeants.

Au premier groupe d'hypothèses se rattachent celle d'Hensen, que Held (1909) soutint plus tard en la modifiant légèrement; d'après lui, la fibre nerveuse avancerait en suivant des ponts protoplasmiques préexistants; c'est aussi l'essentiel de la théorie odogénétique de Dustin (1910). Actuellement, depuis que Harrison et de nombreux autres auteurs (Cajal, Tello, etc.) ont démontré que la fibre nerveuse est capable de s'accroître et de progresser en l'absence des éléments de la gaine de Schwann, ces hypothèses semblent perdre de leur valeur.

En ce qui concerne l'influence de facteurs dirigeants, qui paraît généralement admise, son interprétation est très difficile et varie d'un auteur à l'autre. Tandis que pour certains (Kappers, Bock, Child, Ingvar, etc.) ce facteur siégerait dans le centre nerveux lui-même et serait d'ordre physique (électrique), pour d'autres il serait plutôt d'origine périphérique et de nature chimique (Cajal, Forssman, Tello) ou physique (Weiss); enfin quelques auteurs (Herrick, etc.), pour ne pas se compromettre, admettent l'association et l'intervention de ces différents agents dans la croissance de la fibre nerveuse.

J'ai déjà discuté ces diverses théories dans un travail précédent; je veux en reprendre partiellement l'étude, sur une base expérimentale, après avoir donné un bref aperçu des travaux concernant cette question ainsi que la description de mes recherches personnelles.

HISTORIQUE

Deux moyens expérimentaux s'offrent pour rechercher la causalité de la croissance de la fibre nerveuse dans une direction déterminée: la transplantation et l'explantation. Seule la transplantation semble avoir apporté des preuves démonstratives; quant aux résultats obtenus grâce aux cultures de tissus nerveux, leur interprétation varie d'un auteur à l'autre. Tandis que pour Ingvar (1921)

l'influence des courants électriques sur la direction des axones serait tout à fait nette, pour WEISS (1933) elle serait douteuse sinon même d'une tout autre nature.

INGVAR, après avoir fait passer sur des cultures de tissu nerveux un très faible courant galvanique, constate une différence dans l'orientation des prolongements au voisinage de l'anode et de la cathode. En présence d'une électrode unique, la croissance des cylindraxes s'effectuerait à angle droit par rapport à la direction du courant électrique. L'auteur croit voir là une preuve en faveur de la théorie de la neurobiotaxie de KAPPERS-BOCK.

WEISS (1933) reprit les expériences d'INGVAR, mais à son grand étonnement il n'arriva pas à les vérifier; les cultures de tissu nerveux de Poulet ne lui semblèrent, en aucune façon, être influencées par les courants électriques; aussi l'auteur fut enclin à admettre que ceux-ci, dans les expériences d'INGVAR, exerçaient une action indirecte, en ce sens que les électrodes agissaient peut-être par l'intermédiaire du milieu en influençant son orientation micellaire. WEISS base cette supposition sur l'expérience suivante: il transplante sur une membrane de coagulum tendue sur un cadre formé par des baguettes de verre deux fragments de ganglions rachidiens; ceux-ci, par leur croissance très active, provoquent la déshydratation du milieu de culture, c'est-à-dire la rétraction de la membrane de coagulum, dont la tension s'accuse très fortement entre les deux fragments. Dans cette région, la fibrine du coagulum s'oriente dans un sens donné allant d'un transplantat à l'autre; c'est cette direction que suivent les fibres nerveuses nées dans la culture. Avec des fragments d'encéphale, qui se liquéfient, ce phénomène de rétraction ne s'observe pas et les fibres croissent indifféremment dans toutes les directions. WEISS croit ainsi expliquer par l'intervention de facteurs mécaniques (orientation micellaire) la croissance vers un point bien déterminé de la fibre nerveuse. En d'autres termes, on peut dire que WEISS se rapproche de la théorie de la moindre résistance de HIS.

Tout récemment, PETERFI et WILLIAMS (1933) semblent avoir obtenu des résultats d'autre nature en appliquant des courants électriques relativement forts sur des neuroblastes du système nerveux central d'embryons de Poulet de six à quatorze jours cultivés *in vitro*. En stimulant le corps cellulaire ou son axone on voit, d'après ces auteurs, que le cytoplasme s'éloigne de la cathode

et se charge de granulations: le cône terminal de la cellule s'élargit et son contour devient diffus; puis, après l'interruption du courant, le prolongement neuritique se dirige vers l'anode.

D'une manière générale, il faut reconnaître que les résultats obtenus par l'application de courants électriques sont encore incertains et même contradictoires. Il est donc prématuré, vu le nombre encore limité d'expériences dans ce domaine, de se hasarder à tirer une conclusion quelconque en faveur de l'une ou l'autre des théories relatives à la causalité de la croissance de la fibre nerveuse.

L'intervention de substances chimiotactiques, supposées par Cajal, Forssman et d'autres auteurs, est également discutée, d'autant plus que les résultats qu'ont donné les expériences *in vitro* sont très contradictoires et varient d'un auteur à l'autre.

Forssman (1898-1900) coupa le nerf sciatique d'un lapin; il en plaça le bout proximal dans un tube de collodion et le bout distal contre la paroi extérieure de ce tube; puis il relia ces deux extrémités par l'intermédiaire d'un fragment de nerf courbé en forme de U. Deux mois après, l'auteur constata que les fibres nerveuses de la portion proximale s'étaient accrues et s'étaient arquées en suivant le fragment dégénéré du nerf en U pour aller rejoindre le bout périphérique du sciatique collé contre le tube; les fibres en régénération n'avaient donc pas grandi le long du tube qui les contenait, mais avaient été attirées par les éléments du fragment intermédiaire en dégénérescence.

Dans une autre expérience, Forssman plaça l'extrémité d'un nerf entre deux sacs de collodion ouverts à l'une de leurs extrémités et contenant, l'un un fragment de cerveau ou de moelle, l'autre un fragment de rate. Au bout de quelque temps, l'auteur constata que les fibres régénérées avaient pénétré dans le sac contenant la substance cérébrale. Celle-ci posséderait donc des propriétés chimiotactiques, ce que l'auteur baptisa du nom de « neurotropisme ».

Les expériences de Forsman, qui furent reprises plus tard par Dustin (1910), n'ont malheureusement pas pu être vérifiées, les résultats de ce dernier auteur se trouvant être toujours négatifs. Le même fait a été également signalé par Harrison en 1912 et tout récemment par Weiss (1933), qui ont essayé de reprendre ce problème au moyen des cultures de tissu.

Weiss (1933) plongea dans un coagulum, à côté de fragments de tissu cérébral à cultiver, un tube capillaire rempli de substances

chimiotactiques de Cajal (nerf en dégénérescence) ou de fibrocytes de muscles embryonnaires, etc.; dans tous les cas, les résultats furent négatifs.

Dans des cultures comprenant deux fragments de ganglion rachidien, les fibres nerveuses semblèrent bien s'accroître dans la direction de l'un à l'autre, mais, comme je l'ai déjà expliqué plus haut, l'auteur attribue ce phénomène, non pas à l'attraction réciproque des éléments nerveux, mais à des agents d'ordre mécanique (orientation micellaire du coagulum).

Plusieurs auteurs, ayant fait des expériences d'explantation, admettent cependant la présence d'une substance attractive. Ainsi Grigorieff (1931-1933) croit voir les éléments du mésenchyme (muscles, cœur) exercer une influence sur la différenciation neurofibrillaire et la formation d'organes terminaux (plaques motrices, etc.) au contact des cellules mésenchymateuses.

Hoadley (1925), en faisant des greffes chorio-allantoïdiennes, remarqua qu'en présence des somites de la région postérieure du corps les fragments de mésencéphale prélevés sur des embryons de Poulet de 48 heures subissent une différenciation beaucoup plus nette que les greffes témoins, comprenant uniquement un fragment de cerveau. Les fibres nées de ces explantats sont plus longues et vont se terminer entre la musculature, les éléments du mésonéphros, le tissu conjonctif et le cartilage, ce qui traduit l'influence attractive exercée par ces derniers tissus.

En somme, les expériences de cultures de tissu nerveux *in vitro* ou *in vivo* ne nous apportent, pour le moment, rien de définitif. Il est impossible de trancher la question et d'admettre qu'il y a ou qu'il n'y a pas une action attractive réglant la direction de la fibre nerveuse.

Il n'en est pas de même des expériences de transplantation, qui, comme on le sait, ont été davantage approfondies et apportent des preuves qui semblent concluantes.

Duerken (1911) a signalé, en étudiant l'influence du système nerveux sur le développement des membres chez les Batraciens, trois cas où, la patte droite ayant été extirpée, les nerfs qui lui étaient destinés ont traversé la ligne médiane et sont allés se distribuer dans l'extrémité gauche.

- Detwiler (1920-1930) étudia tout particulièrement cette question: il extirpe complètement ou place hétérotopiquement

le bourgeon présomptif d'un membre antérieur chez des larves d'Axolotl et examine le retentissement sur le système nerveux. En cas d'extirpation complète de l'ébauche de la patte antérieure, prouvée par l'absence de régénération, le plexus brachial ne se constitue pas; les nerfs de cette région vont se terminer, comme dans le reste du corps, dans le tissu voisin de la plaie. Par contre, si l'on extirpe le rudiment du membre antérieur et qu'on le transplante plus de trois segments en arrière, il reçoit, en se développant, des nerfs de la région correspondante; les membres en différenciation attirent donc les nerfs qui contribuent normalement à l'innervation de la paroi abdominale; en outre, ces nerfs, arrivés à la base de la patte, y forment un plexus brachial tout à fait normal.

Lorsque le membre est déplacé de un à trois segments en avant ou en arrière de sa position habituelle, il est innervé, soit entièrement, soit partiellement, par le plexus brachial normal; toutefois, les nerfs, arrivés au niveau de la plaie, doivent se courber légèrement pour pouvoir aborder la base de la patte (influencés par l'action attractive du membre, ils accomplissent donc un trajet partiellement anormal). Si on laisse le membre normal sur place ou s'il régénère après son extirpation, et que l'on greffe un bourgeon supplémentaire à son voisinage, le plexus brachial se divise souvent en deux, une moitié étant attirée par la patte normale et l'autre par la patte surnuméraire.

Detwiler remarque cependant que cette action attractive des membres sur les nerfs n'est pas spécifique: une placode olfactive ou une vésicule optique transplantée à leur place semble exercer la même influence, car les fibres du plexus brachial pénètrent dans l'épithélium olfactif ou dans l'organe visuel greffés. Ce fait a été en partie contesté par Wiemann et Nussmann. Ces auteurs (1929-1931), en effet, ne trouvent aucune connexion entre les nerfs du membre antérieur et un globe oculaire transplanté dans la région brachiale; d'autre part, ils constatent que malgré la présence de l'organe visuel à l'endroit de la patte antérieure, le nombre des cellules ganglionnaires de cette région est réduit de 50 %, comme en cas d'extirpation complète de la patte.

Dans une autre série d'expériences, Detwiler a essayé de transplanter l'ébauche présomptive d'un membre dans une région quelconque de la tête (région auditive, orbite, etc.); il a constaté que les nerfs craniens V, VII, IX et X contribuent à son innervation.

Des résultats analogues furent obtenus par Nicholas (1924-1929), qui transplanta l'ébauche d'un membre antérieur de jeunes larves d'Axolotl à la place du mésencéphale, du rhombencéphale ou d'un fragment de moelle, qu'il extirpe. Les membres ainsi greffés se développent presque normalement et reçoivent souvent leur innervation des nerfs craniens ordinaires, mais parfois de nerfs néoformés, qui prennent naissance à la surface de section de l'encéphale et s'étendent sous forme de cordons vers la base de la patte greffée. (Je discuterai ce phénomène plus loin.) Cet auteur signala en outre que les membres transplantés sur la ligne médiane ventrale ou dorsale sont innervés par les nerfs ventraux dans le premier cas et dorsaux dans le second. Je tiens à insister sur ce point, car, comme on le verra plus loin, mes résultats semblent bien différents.

Hamburger (1927-1929) étudia les relations qui existent entre le système nerveux et le développement des membres chez les Batraciens anoures. Il détruisit, chez de très jeunes larves, une moitié de la moelle lombo-sacrée, ou bien il enfonça une lamelle de mica entre le canal neural et la base du membre postérieur, de façon a empêcher la pénétration des nerfs dans la patte. Par ce moyen, Hamburger obtint très souvent des membres privés de nerfs, mais à configuration cependant tout à fait normale, fait déjà signalé précédemment par Braus (1904) et Harrison (1905-1907). Mais, ce qu'il y eut de plus curieux, c'est que dans plusieurs cas où la moitié de la moelle avait été détruite, le membre du côté opéré recevait son innervation du côté opposé, soit de la moitié du canal neural restée intacte: les nerfs, souvent très volumineux, se détachaient du plexus lombo-sacré, croisaient la ligne médiane en passant entre la corde et le tube digestif pour pénétrer dans la patte opposée.

Lorsqu'un obstacle était opposé aux fibres nerveuses de la région lombo-sacrée, celles-ci dessinaient parfois une courbe considérable pour contourner la lame de mica par son bord antérieur, afin d'aborder le membre.

Comme les auteurs précédents, Hamburger, en se basant sur ses expériences, conclut à l'action attractive des membres sur les nerfs; cette conclusion semble tout à fait plausible, mais elle peut cependant prêter à discussion. On peut se demander si le phénomène observé par Hamburger est réellement dû à une action attractive

exercée par la patte et s'il n'est pas le résultat d'une croissance anormale et désordonnée provoquée par la lésion. Cette même objection peut être opposée aux résultats de NICHOLAS, qui a donc vu, ainsi que je viens de le signaler, des nerfs se former à partir d'une surface de section du bulbe. Or, comme on le verra plus loin, de tels phénomènes (trajet anormal des nerfs ou leur formation supplémentaire) ne s'observent qu'en présence d'un membre greffé; une lésion seule n'est guère apte à les provoquer.

Je reprendrai cette discussion plus loin. Pour le moment, je veux simplement soulever la question suivante: à partir de quel moment de leur développement les membres exercent-ils une action attractive sur les nerfs ? S'agit-il d'un pouvoir précoce qui influencerait dès le début le trajet de la fibre nerveuse, ou bien s'agit-il d'une action tardive ?

Des expériences de DETWILER, ainsi que de celles de HAMBURGER, il semblerait que le pouvoir attractif des membres sur les nerfs est tardif. C'est d'ailleurs ce que ces auteurs ont conclu, en constatant que le trajet des nerfs est toujours normal presque jusqu'à la hauteur des membres et que seule leur portion terminale emprunte des voies anormales pour rejoindre la patte déplacée; cela arrive même lorsqu'il leur faut traverser la ligne médiane pour aborder le membre du côté opposé.

Des expériences de NICHOLAS (formation de nouveaux nerfs), il semblerait par contre que les membres exercent leur influence dès le début.

Avant de discuter cette question, je veux décrire mes recherches personnelles, qui sont démonstratives et décisives en elles-mêmes.

RECHERCHES PERSONNELLES

1° TECHNIQUE.

Pour chercher à élucider si l'influence des organes périphériques sur le trajet des nerfs est tardive ou précoce, j'ai fait une série d'expériences de transplantations hétérotopiques de l'ébauche présomptive de membres antérieurs de très jeunes larves de Batraciens urodèles (Axolotl et Triton alpestris).

Le bourgeon de patte fut excisé avant que l'embryon commence

à effectuer ses premiers mouvements et greffé chez une larve du même âge de plusieurs façons:

1o dans la région latérale du corps, en arrière et dorsalement par rapport à l'endroit du membre antérieur normal;

2o dans l'orbite vidée;

3o dans la région auditive.

Les larves ainsi obtenues se sont développées tout à fait normalement, sauf quelques-unes qui se sont légèrement arquées à la hauteur du point opéré; cela était dû, ainsi qu'on le verra plus loin, soit à une lésion du myotome, soit à une prolifération excessive de la base du membre greffé. Les larves ont vécu jusqu'à ce que les pattes greffées et normales soient relativement bien développées et digitées, après quoi elles ont été fixées et imprégnées au nitrate d'argent.

La fixation a d'obord été assurée par une solution de formol commercial à 10%, dans laquelle les larves ont séjourné trois à quatre mois; après quoi, comme je venais d'établir une nouvelle technique d'imprégnation argentique, j'ai transvasé les embryons dans une solution de formol acide (formol commercial à 10% plus 4% d'acide formique), dans laquelle ils sont restés cinq jours à la température de 45o; ensuite, je les ai imprégnés au moyen d'une solution de nitrate d'argent de 1 à 3% durant une semaine à dix jours.

Mon matériel d'étude comprend 25 larves de *Triton alpestris* et 20 larves d'Axolotl chez lesquelles le membre hétérotopique s'est bien développé et un grand nombre d'autres larves chez lesquelles la patte supplémentaire s'est résorbée. En outre, je possède quelques larves d'Axolotl chez lesquelles j'ai transplanté des fragments de canal médullaire d'autres embryons du même âge, auxquelles je ferai allusion dans ce travail.

2o Description des résultats.

Comme je désire limiter ce travail à l'étude de la causalité de la croissance de la fibre nerveuse dans une direction déterminée, je négligerai tous les phénomènes que je viens d'observer au cours de mes expériences, qui ne se rapportent pas directement à ce

problème ou qui, ayant déjà été signalés précédemment par d'autres auteurs, n'apportent par conséquent rien de nouveau; je laisserai donc pour le moment de côté l'étude des membres transplantés dans la cavité orbitaire ou dans une autre région de la tête et qui reçoivent leur innervation des nerfs craniens, bien que Detwiler et Nicholas aient décrit des expériences analogues, mais en n'employant dans leurs recherches que des techniques de coloration simple (non spécifiques pour l'étude du système nerveux).

Je ne m'occuperai donc ici que des membres transplantés hétérotopiquement dans une région quelconque du corps et je me bornerai à la description des faits concernant la croissance des nerfs, sans aborder la question de l'influence hyperplasiante qu'exercent sur les ganglions rachidiens et la moelle les pattes supplémentaires, ou celle de la polymélie, qui résulte souvent des bourgeons greffés: ces deux questions ne font pas directement partie du sujet de mon travail et d'autre part elles ont été précédemment étudiées par Harrison, Detwiler et d'autres auteurs. Dans la majorité des cas de mes expériences, l'ébauche unique greffée hétérotopiquement donne naissance à deux ou à quatre membres (ceci s'observe presque constamment chez les larves de Triton, plus rarement chez l'Axolotl); au niveau de cette surcharge, s'observent l'asymétrie de la moelle et l'hyperplasie des ganglions rachidiens ainsi que des nerfs; aussi je reprendrai prochainement cette question.

Une vingtaine de larves de *Triton alpestris* et une dizaine d'Axolotl présentaient un membre supplémentaire (parfois double ou multiple) dans la région latérale du corps, en arrière et dorsalement par rapport à la patte antérieure normale; mais tous ces embryons porteurs de greffons ne peuvent être décrits dans leur ensemble, car bien que chez tous l'ébauche du membre greffé se soit toujours plus ou moins bien développée, les conséquences de l'opération ont été cependant différentes selon les larves. Tandis que les unes n'avaient été lésées que superficiellement, les autres présentaient des lésions profondes; ainsi j'ai constaté, à l'examen microscopique, ce que d'ailleurs j'avais noté au moment de la transplantation, que chez douze larves, seule la peau avait été touchée par l'opération, le myotome, la moelle et les ganglions étant restés intacts; chez les autres, la musculature avait été parfois endommagée, d'autres fois même, la moelle et les ganglions rachidiens de la région. Dans ces conditions, je crois qu'il est utile

de diviser mes embryons en deux groupes et de décrire quelques uns de chaque série:

Au premier groupe appartiennent les larves dont seule la peau a été atteinte lors de l'opération et dans le deuxième rentrent toutes les autres larves, c'est-à-dire celles dont la musculature fut seule endommagée, ou bien aussi, le myotome, la moelle et les ganglions.

Cette division est purement arbitraire, car les larves de ces deux groupes montrent des phénomènes presque analogues quant au trajet des nerfs; mais elle facilitera la description et surtout la discussion.

On sait que, normalement, les ganglions rachidiens se présentent sous l'aspect de corps fusiformes à grand axe dorso-ventral, situés dans l'espace compris entre la moelle, les somites et la corde dorsale. Leurs cellules, à des stades encore relativement jeunes, sont fusiformes, également orientées dorso-ventralement, en grande partie bipolaires; de leurs deux prolongements, l'un, dorsal, se dirige en arrière et s'engage dans la moelle, l'autre, ventral, se dirige en avant et contribue à la formation des nerfs sensitifs.

Les expansions antérieures des neurones ganglionnaires rejoignent celles des éléments moteurs de la moelle à leur sortie de la limitante externe du canal neural et forment avec eux les nerfs mixtes. Ceux-ci se bifurquent tout de suite et donnent naissance à deux racines, une dorsale et une ventrale. La branche dorsale, la moins volumineuse, chemine entre la moelle, le ganglion et le myotome pour aller se distribuer à la musculature et à la peau du dos; elle donne naissance, sur son trajet, à de petits rameaux qui se répartissent entre les faisceaux musculaires de la région dorso-latérale. La branche ventrale, très importante, s'engageant immédiatement dans l'interstice compris entre le myotome et la corde dorsale, poursuit tout d'abord un trajet tout à fait rectiligne; mais, arrivée au niveau de la limite ventrale de la corde, elle s'incurve latéralement et chemine alors dans l'espace que borde la musculature de la paroi abdominale, à laquelle elle abandonne de petits filets; à la hauteur des membres, elle se courbe de nouveau extérieurement pour aborder la base de la patte.

Larves du premier groupe.

Chez ces larves, dont seule la peau a été lésée lors de l'opération, la forme générale des ganglions, l'orientation de leurs cellules, le

trajet des nerfs, présentent dans la région des membres greffés de grands changements. Dans les détails, ces changements varient d'un embryon à l'autre, mais ils semblent bien être produits par un seul et même agent.

Chez certaines larves, dont l'une est représentée par la figure 1, l'ébauche présomptive de la patte antérieure d'un autre très jeune embryon de *Triton alpestris* a été transplantée dans le flanc droit un peu en arrière et très légèrement dorsalement par rapport au membre de l'hôte. A ce niveau le greffon, qui n'a pas empêché l'évolution de la patte normale, s'est développé en donnant naissance à deux membres, qui à leur tour se sont chacun divisés en deux à leur extrémité. De ces deux pattes supplémentaires on ne voit bien, sur la figure, qu'une seule qui, fléchie dorsalement, montre à son extrémité le léger sillon qui la sépare en deux parties fournissant chacune trois doigts. L'autre membre, replié ventralement, est presque entièrement caché par la patte jumelle et par la patte antérieure normale de l'hôte; mais il se termine également par six doigts.

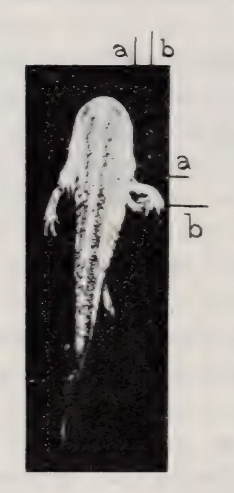


Fig. 1.
Vue dorsale d'une larve de *Triton alpestris*, grossie 4 fois.
a = patte antérieure normale : *b* = deux pattes résultant du greffon et se terminant par six doigts.

L'embryon en lui-même était tout à fait normal au point de vue de sa forme et de ses mouvements, excepté une légère hypertrophie du flanc droit due, ainsi que je l'ai constaté à l'examen microscopique, à la présence des muscles et des cartilages qui forment la ceinture scapulaire de la patte greffée.

Sur les coupes microscopiques, cette larve montre un phénomène très curieux. Tandis que, du côté normal, le sixième nerf rachidien suit son trajet habituel, du côté du membre greffé, cette racine emprunte une voie nouvelle: traversant les faisceaux musculaires du myotome, elle va directement aborder la base de la patte supplémentaire.

La figure 2 représente une coupe transversale de la région opérée de cette larve. Du membre greffé, nous ne voyons que des fragments du cartilage qui forme sa ceinture et quelques faisceaux musculaires qui rejoignent ceux du myotome. Celui-ci, qui n'a pas été

blessé pendant l'opération, ne diffère en rien du myotome du côté opposé, si ce n'est qu'il est traversé en pleine musculature par un faisceau nerveux très volumineux qui n'est autre chose que la branche ventrale du sixième nerf rachidien ; ce nerf, qui se distribue dans la patte supplémentaire, diffère de celui du côté opposé (invisible sur la figure), non seulement par son trajet anormal, mais aussi par son diamètre beaucoup plus considérable, ce qui n'est pas étonnant, vu l'augmentation de son champ de distribution.

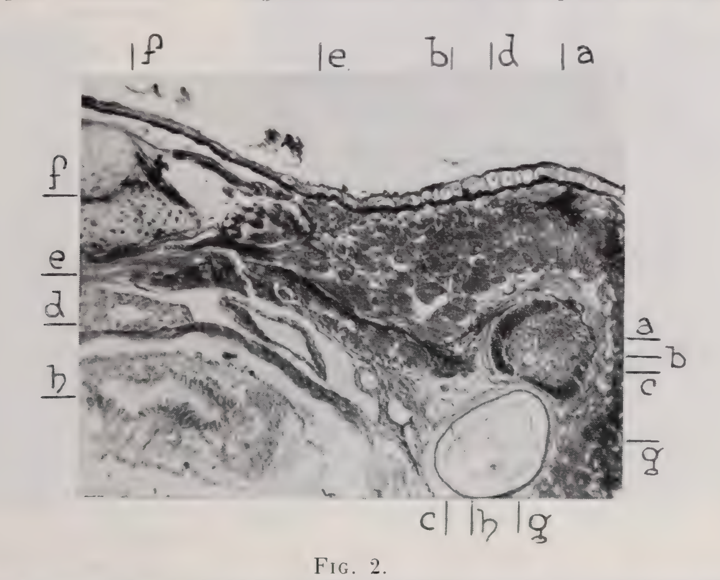


Fig. 2.

Coupe transversale au niveau de la patte supplémentaire de l'embryon précédent. Imprégnation argentique. Microphoto gross. 90.

a = moelle ; *b* = ganglion rachidien ; *c* = racine ventrale du VIe nerf rachidien ; *d* = racine dorsale ; *e* = branche ventrale du VIe nerf rachidien, qui s'engage dans les espaces intermusculaires du myotome pour aller vers le membre supplémentaire ; *f* = cartilage du membre greffé ; *g* = corde dorsale ; *h* = espace compris entre la corde et le myotome, normalement occupé par le nerf, dans ce cas resté vide.

La moelle est également légèrement asymétrique, mais ce qu'il y a de plus frappant, c'est la forme et l'orientation du ganglion ; l'espace compris entre la corde et le myotome, qui est normalement occupé, en partie par le ganglion et surtout par le nerf, est, dans ce cas, vide et à peine comblé par un peu de tissu conjonctif. Le ganglion ne forme plus un corps fusiforme à direction dorso-ventrale, mais une sorte de rhomboïde, dont l'axe, transversal à

l'embryon, passe entre la corde et la moelle, car il occupe une place beaucoup plus ventrale que d'habitude. La plupart de ses cellules sont orientées de telle sorte qu'elles forment un angle d'à peu près 90° avec la normale et que leur prolongement externe, au lieu d'aller ventralement, se dirige extérieurement. Seuls quelques-uns des neurones de la région la plus dorsale conservent leur position habituelle, c'est-à-dire leur axe dorso-ventral.

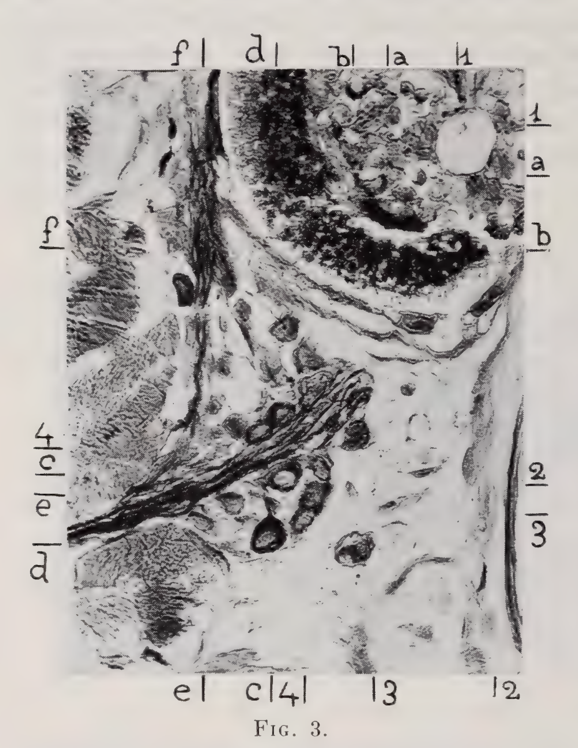


Fig. 3.

Ganglion et nerf de la coupe précédente à un grossissement plus considérable. Microphoto gross. 400. Imprégnation argentique.

1 = fragment de moelle, avec *a*, sa substance grise et *b*, sa substance blanche; 2 = fragment de la corde dorsale ; 3 = espace entre la corde et le myotome, resté vide, le nerf ayant emprunté une voie nouvelle; 4 = ganglion rachidien, avec *c*, cellules en différenciation encore bipolaires et *d*, cellules différenciées déjà unipolaires; *e*, fibres radiculaires motrices, formant avec *f*, fibres radiculaires sensitives, la branche ventrale du VIe nerf rachidien; 5 = myotome.

Sur la figure 3, les neurones ganglionnaires rachidiens ainsi qu'une partie du nerf et de la moelle sont photographiés à un grossissement plus fort (400 fois). Tandis que, dans la région centrale du ganglion qui entoure le faisceau des fibres radiculaires dorsales et ventrales, les cellules sont encore bipolaires et fusiformes, dans la partie périphérique elles revêtent déjà leur caractère définitif en devenant unipolaires.

Chez d'autres larves, dont une est représentée par la figure 4, le tableau est un peu différent. Dans ce cas, le jeune Triton est tout à fait normal, mais le transplantat, faiblement développé,

n'a donné naissance qu'à un seul membre, qui commençait à peine sa digitation au moment de la fixation, alors que les pattes normales étaient déjà bien différenciées. Le greffon, comme dans le cas précédent, est situé un peu en arrière et dorsalement par rapport au membre antérieur de l'hôte.

Sur les coupes microscopiques, on voit (figure 5) que du côté normal le nerf de la septième paire de nerfs rachidiens suit son

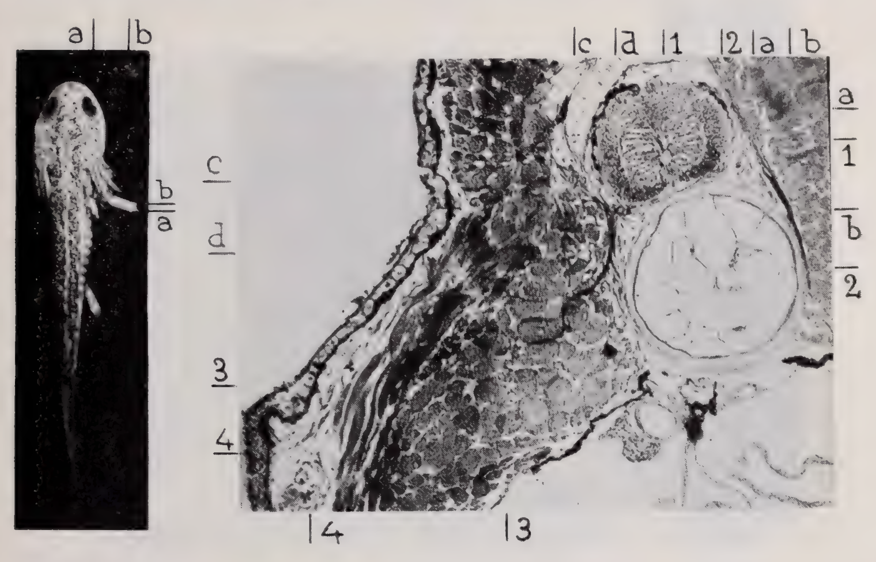


FIG. 4.

Vue dorsale d'une larve de *Triton alpestris*, grossie 4 fois.

a = membre supplémentaire né du greffon, situé un peu dorsalement et en arrière de *b*, membre antérieur droit de l'hôte.

FIG. 5.

Coupe transversale au niveau du membre greffé de la larve précédente. Imprégnation argentique. Microphoto, gross. 90.

1 = moelle; 2 = corde dorsale; 3 = myotome; *a* = ganglion rachidien gauche; *b* = nerf rachidien gauche à trajet tout à fait normal; *c* = ganglion rachidien droit; *d* = nerf rachidien droit, dévié de son trajet normal, qui s'engage dans les espaces intermusculaires du myotome pour aller atteindre le membre greffé; 4 = base du membre supplémentaire.

trajet rectiligne habituel en passant dans l'interstice compris entre la corde et le myotome, alors que du côté opéré il subit une forte déviation et s'engage au travers des faisceaux musculaires, directement vers la base du membre greffé.

Ici donc, la branche ventrale du nerf rachidien a de nouveau changé de direction, mais en plus, ce qui n'était pas le cas pour l'embryon précédent, elle se subdivise, au cours de son trajet, en

plusieurs rameaux qui suivent chacun un espace intermusculaire différent pour aller atteindre la base du membre. On dirait que les fibres nerveuses, en s'engageant dans une voie anormale, ont buté contre de nombreux obstacles qui les ont dispersées.

Le ganglion, qui se trouve à peu près à sa place normale, ne montre que des changements insignifiants quant à l'orientation de ses cellules, dont seules quelques-unes, les plus périphériques, sont

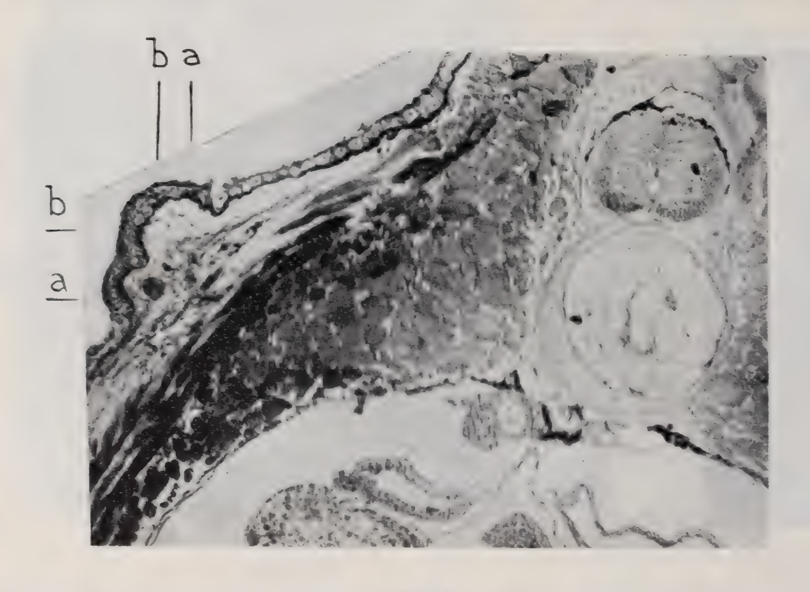


Fig. 6.

Coupe transversale de la même larve que celle de la figure précédente, mais située 30 micra plus en arrière. Imprégnation argentique. Microphoto. gross. 90. Cette coupe est destinée uniquement à montrer l'endroit où le nerf pénètre dans le membre greffé.

a = fibres terminales de la VIe paire de nerfs rachidiens; *b* = base du membre supplémentaire.

légèrement déviées vers l'extérieur. Le myotome, qui n'a pas été blessé pendant l'opération, ne diffère en rien de celui du côté opposé. Il en est de même de la moelle, à peine asymétrique.

Du greffon, on ne voit sur la figure 5 qu'un petit fragment, qui correspond à sa base. Sur la figure 6, qui représente une coupe passant 30 micra plus en arrière, on retrouve cette portion de la patte greffée à l'endroit où elle est abordée par le nerf.

Chez un troisième type de larves, les branches mixtes dorsale et ventrale des nerfs rachidiens existent et suivent leur trajet habituel, mais elles sont d'un volume très réduit et ne contribuent pas à l'innervation de la patte supplémentaire. Cette dernière reçoit un rameau particulier, qui se détache du nerf mixte au niveau de sa bifurcation; ce faisceau surnuméraire, atypique dans son trajet et dans son origine, dépasse en volume les deux autres branches, dont la direction est normale.

Un de ces embryons est représenté par la figure 7. Il s'agit ici d'une larve de Triton de 18mm de longueur, à développement tout à fait normal, possédant déjà ses quatre pattes. Le greffon, qui représentait l'ébauche d'une seule patte, a ici donné naissance à un double membre, dont l'un se fléchit ventralement et l'autre dorsalement. Ces pattes supplémentaires sont situées très à l'écart de la patte droite de l'hôte, en arrière d'elle et dorsalement, de sorte que leur ceinture, ainsi qu'on le voit sur les coupes microscopiques, atteint presque la crête dorsale. La base de ces membres, très large, reçoit son innervation de deux racines, le sixième et le septième nerfs rachidiens.



Fig. 7.
Vue dorsale d'une larve de *Triton alpestris*, grossie 4 fois.
a = membres supplémentaires greffés, dont un est replié sur le dos; *b* = membre droit normal de l'hôte.

La figure 8 représente une coupe transversale de la région du membre supplémentaire, à la hauteur du nerf rachidien. Des deux pattes nées du greffon, on ne voit que celle qui se fléchit dorsalement. Le myotome et la moelle, à ce niveau comme ailleurs, sont tout à fait normaux, excepté une légère asymétrie du canal neural. La coupe passe au niveau du fragment de ganglion et de nerf qui offre de l'intérêt; le reste est situé plus en arrière.

Chez cet embryon, le ganglion et le nerf, comme je viens de le dire, ont une position et une orientation tout à fait normale; mais ils donnent en outre naissance à une branche supplémentaire, dont le calibre est particulièrement important; c'est justement l'origine de cette branche que l'on voit sur cette figure. A cet endroit, on

remarque quelques cellules ganglionnaires, qui, comme chez l'embryon de la figure 1, présentent une orientation anormale: leur axe longitudinal fait avec la normale un angle de 90°. Quant au nerf, il s'engage tout de suite dans les espaces intermusculaires pour se diriger droit vers la base du membre. Son trajet au travers du myotome est rendu légèrement sinueux par l'opposition des

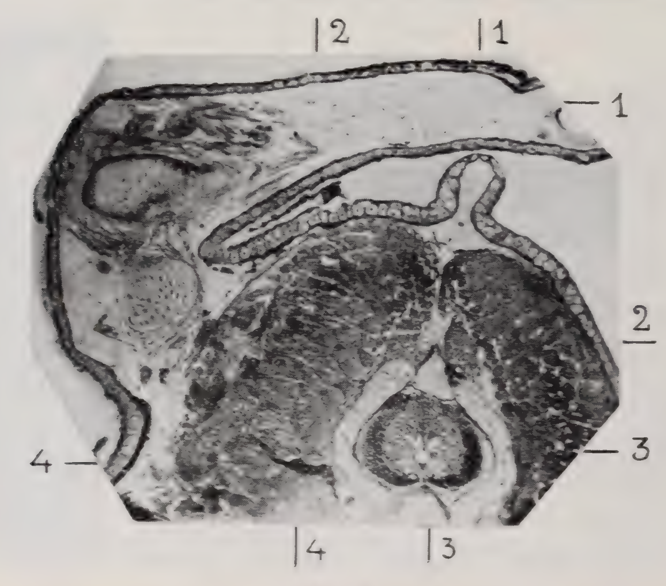


Fig. 8.

Coupe transversale au niveau du membre supplémentaire de la larve précédente. Imprégnation argentique. Microphoto gross. 80.

1 = membre supplémentaire fléchi dorsalement; 2 = myotome intact; 3 = moelle; 4 = nerf supplémentaire destiné à innerver le greffon, qui se détache du nerf rachidien à l'endroit où il se divise en ses branches dorsale et ventrale et qui traverse les espaces intermusculaires du myotome.

faisceaux musculaires, ainsi que je l'ai constaté sur les coupes suivantes.

Une fois dégagé du myotome, le nerf de la patte surnuméraire se fléchit à angle presque droit et pénètre dans sa base. A ce niveau, ainsi qu'on le constate sur la figure 9, qui correspond à une coupe située 50 micra plus en avant que la précédente, il est encore bien volumineux.

Dans le territoire du sixième nerf rachidien, se retrouve exactement le même phénomène, c'est-à-dire qu'au lieu de se bifurquer,

le nerf mixte se divise en trois et fournit ainsi une branche supplémentaire, d'un diamètre nettement supérieur à celui des deux autres (branches ventrale et dorsale), qui effectue un parcours inusité dans les interstices musculaires du myotome pour aller aborder le membre greffé.

Je pourrais multiplier les exemples et décrire d'autres larves encore, qui présentent en outre quelques petites variations; mais



Fig. 9.

Coupe transversale de la même larve que celle de la figure précédente, mais située un peu plus en avant et montrant la pénétration du nerf dans le membre. Imprégnation argentique. Microphoto gross. 80.

1 = membre supplémentaire; 2 = myotome; 3 = moelle; 4 = nerf dont l'origine est représentée sur la figure précédente, qui se courbe à angle droit, se dégage du myotome et pénètre dans le greffon.

cela n'ajouterait rien de plus au phénomène essentiel, qui se retrouve chez toutes les larves de ce groupe, soit la voie anormale qu'empruntent les nerfs pour se rendre au membre supplémentaire greffé en position plus dorsale que d'habitude. La description que je viens de faire de trois de ces embryons est je crois suffisamment démonstrative.

Larves du deuxième groupe.

Chez les larves du deuxième groupe, se présentent les mêmes faits que chez celles du groupe précédent: mais au trajet anormal du

nerf, s'ajoute la lésion plus ou moins accentuée de la charpente de l'embryon.

Une larve de *Triton alpestris* de 14 mm. de longueur est représentée par les figures 10 et 11. Le greffon provenait d'une larve du même âge; il correspondait à l'ébauche d'un membre antérieur et a donné naissance, dans la région du dos, un peu en arrière de la patte de l'hôte, à un bourgeon multiple (trois pattes déjà formées

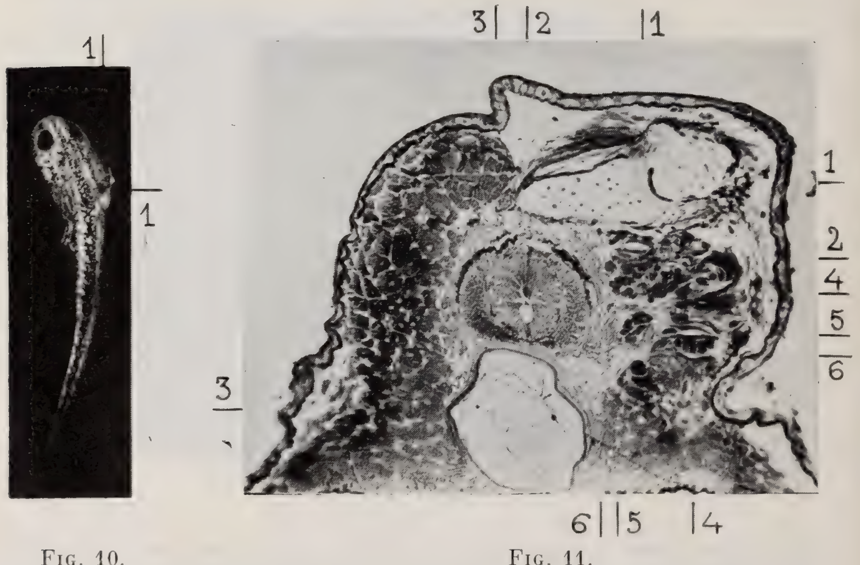


FIG. 10.

Vue dorsale d'une larve de *Triton alpestris*, grossie 4 fois.

1 = greffon qui a dorsalement donné naissance à une ébauche multiple comprenant plusieurs membres.

FIG. 11.

Coupe transversale au niveau du greffon de la larve précédente. Imprégnation argentique. Microphoto gross. 90.

1 = cartilage d'un des membres supplémentaires ; 2 = moelle non lésée au moment de l'opération ; 3 = corde dorsale; 4 = myotome déchiqueté; 5 = fragment du ganglion rachidien ; 6 = nerf qui, dès sa sortie de la moelle, se courbe et se dirige vers le membre greffé.

et d'autres encore indifférenciées). A ce niveau, l'embryon présentait une légère ensellure, partiellement due aux masses musculaires et cartilagineuses supplémentaires (figure 10).

A l'examen microscopique, ainsi qu'on le voit sur la figure 11, qui représente une coupe de la région opérée, on remarque que la base du membre greffé occupe toute la région dorsale droite de l'embryon et s'arrête à une petite distance de la moelle. Celle-ci

n'a pas été touchée par l'opération et présente des contours nets, comme d'habitude. Je ne parle pas de l'hypertrophie de la moitié droite, qui est probablement en relation avec l'augmentation du champ d'innervation.

Le ganglion rachidien, resté également intact, se trouve à sa place normale; mais, comme chez l'embryon de la figure 1, il est plus arrondi que fusiforme ; en outre, ce qui est frappant, les prolongements périphériques de ses cellules, ainsi que les fibres qui constituent la racine motrice, se courbent, presque à leur origine, et se dirigent dorsalement pour aller aborder la base de la patte supplémentaire. Ce nerf se dévie donc à angle droit ou même davantage par rapport à son trajet normal ; ventralement, il n'envoie que quelques fibres isolées, qui se perdent entre les faisceaux de la musculature latérale du corps; on peut donc considérer que la branche ventrale habituelle n'est pas formée ; or, cela est d'autant plus curieux que le myotome n'a pas été touché dans cette région et que seulement le tiers ou la moitié dorsale a été mutilée au cours de l'opération.



Fig. 12.

Coupe transversale d'une larve d'Axoltol dans la région opérée. Imprégnation argentique. Microphoto gross. 100.

1 = moelle ; 2 = corde dorsale ; 3 = myotome, séparé en deux par une blessure opératoire; 4 = masse musculaire appartenant à la patte supplémentaire ; 5 = racine ventrale normale; 6 = nerf supplémentaire; 7 = fragment de ganglion.

Chez d'autres larves, chez lesquelles l'opération a provoqué des lésions plus considérables et surtout plus profondes, les résultats sont un peu différents et des nerfs supplémentaires se sont formés.

Un de ces embryons est représenté par la figure 12. Il s'agit ici d'une larve d'Axolotl fixée très précocement, soit à la longueur de 12 mm, alors que le bourgeon provenant du greffon, encore indifférencié, ne formait qu'une saillie globuleuse dans la région du sixième myotome, dorsalement par rapport à la position du membre antérieur normal.

Sur les coupes microscopiques, ainsi qu'on le voit sur la figure 12, qui correspond à une coupe passant dans la région du sixième nerf rachidien, le myotome droit est profondément lésé et séparé en deux parties, l'une dorsale et l'autre ventrale; tout de suite sous la peau, se trouve une masse musculaire coupée longitudinalement (la musculature du myotome est sectionnée transversalement), qui correspond à une partie du greffon (le cartilage du membre supplémentaire n'est pas visible sur cette coupe). A cette masse musculaire aboutit un nerf volumineux, qui se détache de la région latérale de la moelle, un peu dorsalement par rapport à la racine motrice normale, et qui longe en ligne droite les interstices du myotome; il s'agit ici d'un nerf supplémentaire né d'une région lésée du canal médullaire en présence d'un membre greffé. On voit également, sur la figure, la racine motrice normale, qui poursuit son trajet habituel, et une partie du ganglion rachidien.

En somme, chez les embryons de ce groupe, on observe les mêmes phénomènes que chez ceux de la première série, c'est-à-dire la déviation du trajet normal des nerfs leur permettant d'atteindre les membres auxquels ils sont destinés. En outre, on constate la formation de nombreux nerfs à partir d'une région quelconque de la moelle, lorsque celle-ci a été lésée.

Je tiens à remarquer que seule, une lésion de la moelle n'est pas capable de provoquer la naissance de nerfs supplémentaires; la présence d'un membre est tout à fait indispensable. La preuve m'en est donnée par un grand nombre de larves de Triton et d'Axolotl, que je n'ai pas classées parmi celles des deux groupes précédents, parce que l'ébauche de la patte transplantée s'est résorbée ; malgré des lésions parfois considérables du myotome et même de la moelle, l'origine et le trajet des nerfs ne diffère en rien de la normale. Ces larves, examinées vivantes à l'œil nu, ne révélaient rien de particulier; parfois l'endroit de l'opération était légèrement soulevé, ce qui me faisait croire à un bourgeon de membre en voie de développement; mais au fur et à mesure que la

larve grandissait, cette saillie diminuait; enfin, à l'examen microscopique, j'ai constaté qu'il ne persistait rien du greffon.

A sa place, ainsi que le montre la figure 13, qui représente une coupe transversale d'une de ces larves, se trouve un peu de tissu conjonctif infiltré entre les fragments du myotome déchiqueté; la moelle, qui à un examen grossier semble tout à fait normale, décèle, à un examen plus attentif, les signes de blessures; les substances grise et blanche sont par endroit mêlées et, en outre, le canal épendymaire est rempli de cellules détachées. Le ganglion est également endommagé; mais malgré cela le nerf se détache, comme normalement, de l'angle ventro-latéral de la moelle et sa branche ventrale destinée à la patte chemine dans l'espace compris entre le myotome et la corde, sans subir aucune déviation.

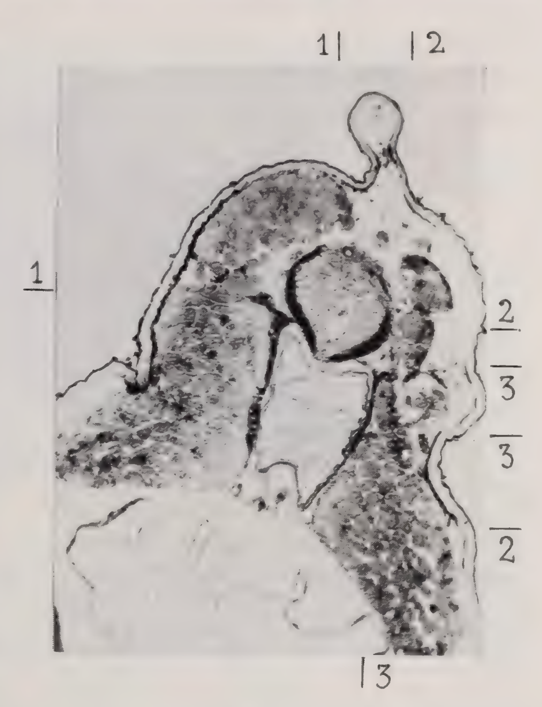


Fig. 13.

Coupe transversale d'une larve d'Axolotl au niveau de l'opération (le greffon s'est résorbé). Imprégnation argentique. Microphoto gross. 100.

1 = moelle; 2 = myotome, du côté opéré; 3 = nerf rachidien, du côté opéré, dont l'origine et le trajet sont normaux.

Ici donc, en l'absence d'un membre supplémentaire, la lésion n'a eu aucun effet, ni sur la naissance du nerf, ni sur son trajet. Ce même phénomène s'observe chez les larves où j'ai transplanté, au lieu d'un membre, un fragment de la moelle. Je ne possède pour le moment que cinq larves ainsi traitées, mais chez aucune d'elles il n'est possible de constater la déviation d'un nerf de son trajet habituel, bien que chez deux d'entre elles le myotome ait été lésé (figure 14).

Sur cette figure, le canal neural de l'hôte, qui a conservé sa configuration normale, donne naissance comme d'habitude au nerf rachidien. Celui-ci s'engage, dès sa formation, dans l'espace compris entre la corde et le myotome. A droite de la figure et extérieurement se trouve, séparé par le myotome de la moelle de l'hôte, le fragment de canal neural greffé: celui-ci, très volumineux, donne naissance

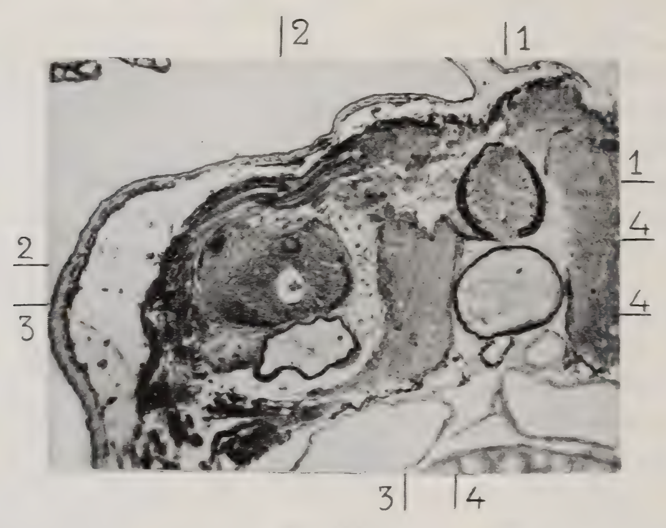


Fig. 14.

Coupe transversale d'une larve d'Axolotl, au niveau d'un fragment de tube neural greffé. Imprégnation argentique. Microphoto gross. 80.

1 = moelle de l'hôte; 2 = moelle greffée; 3 = myotome; 4 = nerf de l'hôte, dont l'origine et le trajet sont normaux.

à des nerfs, mais nulle part il n'est possible de trouver des fibres se dirigeant d'une moelle à l'autre.

Je n'insisterai pas pour le moment sur ce dernier fait (absence de pouvoir attractif entre fragments de canal neural), le nombre de ces expériences étant encore trop peu considérable, et je passerai tout de suite à la discussion de mes résultats.

3° Discussion.

L'influence des organes périphériques (membres par exemple) sur la direction de la fibre nerveuse dans un sens donné ne peut, à l'heure actuelle, plus être mise en doute. Les travaux expérimen-

taux (transplantation de membres) la mettent en évidence de façon très démonstrative et l'importance de ce fait ne peut pas être diminuée par les résultats obtenus grâce aux cultures de tissu nerveux *in vitro*, bien que ces derniers semblent contradictoires. De ce mode d'expériences, il ressort que les neuroblastes, bien qu'isolés de l'organisme, sont capables de se différencier et de donner naissance à des prolongements, dont la direction et le parcours seraient déterminés, soit par la cellule elle-même, soit par l'orientation micellaire du milieu (Weiss), puisque ni les courants électriques, ni les substances neurotropiques de Cajal et Forssman ne sont capables d'influencer d'une façon ou d'une autre le trajet de la fibre nerveuse (Weiss). Or, de telles expériences sont-elles suffisantes pour élucider cette question ?

Premièrement, nous savons que la croissance des éléments nobles hors de l'organisme, dans les rares cultures *in vitro* où elles réussissent, est bien limitée; les neuroblastes n'ont d'activité que pendant un temps très court, après quoi ils entrent en dédifférenciation. Le fait que leur vitalité est tellement diminuée, lorsqu'on les isole de l'organisme, peut déjà suggérer l'idée qu'il existe une influence des tissus de voisinage sur les éléments du canal neural. Grigorieff semble même confirmer cette supposition par ses résultats de cultures de tissu nerveux associé à d'autres organes. Mais admettons qu'il faille encore, pour le moment, rester dans l'expectative, puisqu'il se peut que les difficultés qu'on rencontre dans la culture des éléments nerveux soient uniquement dues à des facteurs d'ordre technique. L'avenir nous renseignera à ce sujet.

Deuxièmement, nous ne savons pas encore par quel mécanisme les organes périphériques attirent les fibres nerveuses. Mais si, dans les expériences de Weiss (cultures de tissu nerveux), les conditions sont les mêmes que dans l'organisme vivant *in toto* (ce qui d'ailleurs est difficile à admettre), cela permet d'éliminer les facteurs chimiotactiques et électriques. Or, ces deux agents ne sont pas les seuls auxquels on puisse penser. Il est possible, ou même probable, ainsi que je l'ai déjà formulé précédemment, qu'il s'agit ici de facteurs d'ordre physique d'autre nature: les organes périphériques en croissance, en différenciation et surtout en fonctionnement exerceraient une influence sur la cellule nerveuse et provoqueraient sa neurofibrillation en attirant en même temps ses prolongements.

Il s'agirait en somme d'un pouvoir analogue à celui des rayons solaires (héliotropisme), qui attirent les plantes en même temps qu'ils agissent sur leur croissance.

L'hypothèse de Weiss d'une orientation micellaire, bien que très ingénieuse, laisse un grand nombre de phénomènes observés jusqu'à maintenant inexpliqués. Il est bien difficile de comprendre comment, dans les expériences de Hamburger, les nerfs d'un côté sont induits à traverser la ligne médiane pour aller innerver la patte du côté opposé, et cela seulement dans le cas où ce membre est complètement dépourvu d'éléments nerveux. Il en est de même des contours que les nerfs exécutent, en présence d'un obstacle, pour atteindre l'extrémité qu'ils innervent. Enfin, comment expliquer le trajet si compliqué que prennent les axones des neuroblastes intervertis de Cajal ?

La paroi du canal neural a certainement une orientation micellaire et surtout une concentration différente de celle du liquide céphalo-rachidien intra-épendymaire; la fibre nerveuse une fois donc tombée ou égarée dans ce canal devrait y plonger, ou tout au moins longer le bord de la limitante interne qui sépare les deux substances [1]; or, nous savons, ainsi que je viens encore de le constater actuellement, qu'il n'en est pas ainsi et que les prolongements neuroblastiques, après un court trajet intra-épendymaire, rentrent dans la paroi du canal neural, rejoignent les racines motrices et vont avec ces dernières contribuer à l'innervation des tissus de voisinage. Tous ces phénomènes ne peuvent guère s'expliquer uniquement par la théorie de la moindre résistance; l'intervention d'un pouvoir attractif siégeant dans les organes périphériques paraît tout à fait indispensable.

La présence d'une telle influence attractive apparaît encore avec plus de netteté dans les expériences de transplantation hétérotopique des membres. Déjà l'innervation, par des nerfs craniens, de pattes greffées dans une région quelconque de la tête (Detwiler, Nicholas et mes propres expériences basées sur des imprégnations argentiques) en apporte les preuves. Mais ces dernières ne sont pas

---

[1] D'après Weiss, si les cultures sont faites dans un milieu contenant deux liquides de concentration différente, les fibres nerveuses arrivées à la ligne de séparation de ces deux coagulum superposés seraient déviées et longeraient cette limite. Il explique ainsi la formation des plexus et l'anastomose entre les fibres.

aussi concluantes que celles qu'on obtient par des expériences de transplantation de membres dans une région quelconque du corps, car on peut supposer que lorsque les pattes sont greffées dans la tête, les nerfs craniens ne font que suivre leur trajet normal et pénètrent dans le membre uniquement parce que celui-ci se trouve sur leur trajet. Cette objection n'est pas fondée, car très souvent, ainsi que je viens de le constater, les nerfs suivent un chemin sinueux et compliqué pour atteindre la patte greffée, ce qui ne s'observe pas du côté normal et ne peut guère s'expliquer simplement par la théorie de la moindre résistance.

Grâce aux expériences de Duerken, Detwiler, Nicholas, Hamburger, etc., que j'ai citées plus haut, l'influence attractive des organes périphériques sur les nerfs ne peut plus être discutée; un membre, déplacé en arrière ou en avant de sa place habituelle, provoque dans un sens ou dans l'autre la croissance de la fibre nerveuse; bien plus, en l'absence de la moitié de la moelle de son côté, la patte reçoit son innervation du plexus du côté opposé. Dans ce cas, les nerfs exécutent un trajet bien anormal et extraordinaire, impossible à expliquer autrement que par l'action attractive des organes périphériques.

Ceci une fois admis, il reste encore à se demander à quel moment cette influence attractive s'exerce ?

Est-elle précoce ou tardive ?

Des expériences de Detwiler et Hamburger, il est difficile de tirer une conclusion nette; on est tenté d'admettre, ainsi que d'ailleurs ces auteurs l'ont eux-mêmes conclu, qu'il s'agit plutôt d'une action tardive. Les nerfs, dans ces expériences, ne sont déviés de leur trajet que dans la région des membres; jusque là, ils longent, comme cela est normal, la face latérale de la corde dorsale et même l'espace intermusculaire de la paroi abdominale (expériences de Detwiler).

Des expériences de Nicholas, il semblerait par contre que l'action attractive soit précoce, puisque cet auteur a observé, ainsi que je l'ai mentionné plus haut, la formation de nouveaux nerfs, à partir de la moelle allongée, en présence de membres supplémentaires. L'objection qu'il s'agirait, dans ces cas-là, d'une poussée nerveuse à partir d'une surface de section en quelque sorte comparable à une culture, dont la croissance est désordonnée, n'est guère plausible, car l'auteur ne signale pas la formation de faisceaux de prolonge-

ments allant dans tous les sens; mais au contraire il s'agit de nerfs nettement circonscrits, à trajet bien défini, se rendant vers la base du membre greffé.

Il me semble que mes propres observations tranchent la question: des membres, greffés dans une région quelconque du corps, dorsalement par rapport à la patte normale de l'hôte, sont innervés, ainsi que je viens de le démontrer, par des nerfs qui, pour les atteindre, exécutent un trajet tout à fait anormal. Ces nerfs, dès leur origine, s'engagent dans des voies nouvelles en se faufilant dans les espaces intermusculaires du myotome pour se rendre directement vers la base du membre greffé.

Suivant la position du membre greffé, c'est parfois la branche ventrale des nerfs rachidiens qui se détourne en entier, parfois un rameau supplémentaire d'un diamètre très considérable qui se détache à l'endroit où les nerfs mixtes se bifurquent, et parfois enfin un nerf tout à fait extraordinaire, qui vient directement de la face latérale de la moelle, un peu dorsalement par rapport au point de sortie des racines motrices.

Ce trajet atypique des nerfs dès leur origine, décelé grâce à des imprégnations argentiques, accompagné d'un changement d'orientation des cellules ganglionnaires et de nerfs néoformés, rencontré uniquement en présence d'un membre hétérotopique, ne peut guère s'expliquer autrement que par l'influence attractive très précoce du greffon. L'hypothèse que ces phénomènes seraient dus uniquement à la blessure opératoire doit être, me semble-t-il, écartée, car plusieurs faits parlent contre elle:

1° Chez les larves du premier groupe, le trajet anormal des nerfs est aussi net que chez ceux du deuxième groupe, bien que l'opération ait laissé le myotome et la moelle intacte. D'autre part, le trajet nerveux n'est pas tout à fait rectiligne, comme cela arrive après une lésion; mais il est sinueux au travers des muscles, qui sont formés comme du côté opposé.

2° Chez les larves du deuxième groupe, bien que le myotome ait été endommagé par l'opération, le trajet anormal des nerfs ne peut pas s'expliquer uniquement par la lésion: car, comme je viens de le démontrer, lorsque le membre greffé se résorbe, il n'y a aucune formation de nouveaux nerfs ni de trajet anormal, malgré la déchirure du myotome et même celle de la moelle. De plus, des fragments de moelle, greffés au voisinage du canal neural, n'altèrent

en rien la direction des nerfs, même si le myotome qui sépare les deux tubes nerveux a été lésé.

Me basant sur ces résultats, je crois donc pouvoir conclure que la croissance de la fibre nerveuse dans une direction déterminée s'effectue, non pas sous l'influence de facteurs siégeant dans les centres eux-mêmes, mais par l'attraction des organes périphériques, dont l'action s'exercerait de très bonne heure. En ce qui concerne la nature de cet agent, ou plutôt le mécanisme par lequel les membres attirent les fibres nerveuses, je l'ai déjà discuté précédemment, mais j'espère d'ici peu en obtenir des preuves expérimentales, afin de pouvoir reprendre cette question.

RÉSUMÉ

L'ébauche des membres antérieurs de jeunes larves de *Triton alpestris* ou d'Axolotl a été transplantée sur d'autres embryons du même âge, à un stade très précoce (avant l'apparition des mouvements), en position hétérotopique, dans une région quelconque du corps, en arrière et dorsalement par rapport à l'endroit de la patte normale de l'hôte. A ce niveau, le greffon s'est bien développé et a donné très souvent naissance à des formations multiples comprenant deux à quatre pattes (cela est très fréquent chez le Triton, rare chez l'Axolotl).

Certaines larves ont été blessées profondément pendant l'opération, de sorte que le myotome, et même la moelle, ont été parfois lésés. D'autres, par contre, n'ont été touchés que superficiellement; seule la peau a été abrasée pour permettre l'implantation du greffon.

Chez toutes ces différentes larves, j'ai constaté, à l'examen des coupes microscopiques, un phénomène identique et très curieux: qu'il y ait une lésion ou non au niveau d'un membre supplémentaire greffé en position atypique, les nerfs qui contribuent à l'innervation de ce greffon suivent un trajet tout à fait inaccoutumé.

Au lieu de longer, comme normalement, la face latérale de la corde dorsale, les branches ventrales des nerfs mixtes s'engagent dès leur naissance dans les interstices musculaires du myotome, empruntant ainsi la voie la plus courte pour aller aborder la base de la patte surnuméraire.

Parfois le nerf mixte, qui dès qu'il s'est formé par la réunion des racines sensitive et motrice se divise normalement en deux branches ventrale et dorsale, donne naissance à un troisième rameau externe, qui dépasse en volume les deux autres expansions et qui traverse le myotome en pleine musculature pour aller innerver la patte greffée.

Dans d'autres cas, où la moelle a été blessée, il y a même formation de nouveaux nerfs à partir de la paroi médullaire, en présence d'un membre supplémentaire.

La déviation des nerfs de leur trajet normal s'accompagne d'un changement d'aspect des ganglions rachidiens correspondants, qui de fusiformes deviennent rhomboédriques, et surtout d'un changement dans leurs cellules, dont l'axe longitudinal se dévie presque de 90° par rapport à la normale. Ces variations doivent évidemment s'accomplir très précocement.

Ces phénomènes ne semblent pas dus à une lésion, car ils s'observent même dans les cas où le myotome et la moelle sont restés intacts; d'autre part, on ne les constate qu'en présence de membres supplémentaires; si ceux-ci se résorbent, les nerfs conservent leur trajet normal.

Ces expériences mettent en évidence les relations qui existent entre les organes périphériques et la direction des fibres nerveuses. Elles démontrent, à ce qu'il me semble, que la déviation des nerfs de leur trajet normal est due à l'action attractive des membres, et que cette action n'est pas tardive, ainsi que Detwiler, Hamburger et d'autres auteurs l'ont prétendu, mais qu'elle se fait sentir de très bonne heure, soit au moment même de l'apparition de la fibre nerveuse.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1905. Braus, H. *Experimentelle Beiträge zur Frage nach der Entwickelung peripheren Nerven.* Anat. Anz., vol. XXVI.

1892. Cajal, R. Y. *La rétine des vertébrés.* La Cellule, vol. IX.

1894. —— *Les nouvelles idées sur la structure du système nerveux chez l'homme et chez les vertébrés.* Paris.

1920. DETWILER, S. R. *Experiments on the transplantation of limbs in Amblystoma.* J. Exp. Zool., t. XXXI, p. 117-169.

1922. —— *Experiments on the transplantation of limbs in Amblystoma. Further observations on peripheral nerve connections.* Id., t. XXV, p. 115-161.

1924. —— *Experiments on the transplantation of limbs in Amblystoma. The innervation and function of limbs transplanted after the out growth of peripheral nerves.* Am. Journ. of Anat., t. XXXIII.

1904. HARRISON, R. G. *An experimental study of the relation of the nervous system to the developing musculature in the frog embryo.* J. Anat., t. III.

1905. —— *Further experiments on the development of peripheral nerves.* Amer. J. Anat., t. V, p. 121-131.

1907. —— *Experiments in tranplanting limbs and their bearing upon problems of the development of nerves.* J. Exp. Zool., t. IV.

1907. —— *Observations on the living developing nerve fiber.* Proc. Soc. Exp. Biol. and Med., t. III.

1910. *a)* —— *The out growth of nerve fiber as a mode of protoplasmic movement.* J. Exp. Zool., t. IX, p. 787-846.

1910. *b) The development of peripheral nerve fibers in altered surroundings.* Arch. Entw. Mech., t. XXX, p. 15-33.

1924. —— *Neuroblast versus sheath in the development of peripheral nerves.* J. of comp. Neurol., t. XXXVII, p. 123-206.

1935. —— *The croonian lecture on the origin and development of the nervous system studied by the methods of experimental embryology.* Proceding of the Royal Society of London, série B, nº 808, t. CXVIII, p. 155-196.

1909. HELD, H. *Die Entwicklung des Nervengewebes bei Wirbeltieren.* Leipzig, 1909.

1922. HERRICK, C. J. *Some factors in the development of the Amphibian nervous system.* Anat. Rec., t. XXIII, p. 291-305.

1925. —— *Morphogenetic factors in the differentiation of the nervous system.* Physiological Reviews, t. V, p. 112-130.

1925. HOADLEY, L. *The differentiation of the isolated chick primordium in chorio allantoic grafts.* III: *On the specificity of nerves processes arising from the mesencephalon in grafts.* J. Exp. Zool., t. XLII, p. 163-182.

1920. INGVAR, S. *Reaction of cells to the galvanic current in tissue cultures.* Proc. Am. Soc. Exp. Biol. and Med., t. XVII, p. 198.

1933. KAPPERS ARIENS, C. U. *Weitere Mitteilung über Neurobiotaxie.* Folia Neuro-biologica, t. I, p. 157 et Psychiat. Neurol. Bl. Amst. Jahrg., p. 25.

1924. Nicholas, J. S. *Ventral and dorsal implantations of the limb bud in Amblystoma punctatum.* J. Exp. Zool., t. XXXIX, p. 27-41.

1929. —— *An analysis of responses of isolated portions of the Amphibian nervous system.* Roux's Arch., t. CXVIII, p. 77-120.

1930. —— *The effects of the separation of the medulla and spinal cord from the cerebral mechanism by the extirpation of the embryonic mesencephalon.* J. Exp. Zool., t. LV, p. 1-22.

1928. —— *Further experiments upon alteration of the direction of growth in Amphibian spinal nerves.* Id., t. LI, p. 1-35.

1930. *a*) —— *Observation upon the growth function and nerve supply of limbs when grafted to the head of Salamander embryos.* J. Exp. Zool., t. LV, p. 319-399.

1930. *b*) —— *Some observations upon the growth innervation and function of heteroplastic limbs.* Id., t. LVII, p. 183-203.

1934. Detwiler, S. R., and Van Dyke, R. H. *Further observation upon abnormal growth responses of spinal nerves in Amblystoma embryos.* J. Exp. Zool., t. LXIX, p. 137-164.

1911. Duerken, B. *Ueber frühzeitige Extirpation von Extremitätenanlagen beim Frosch.* Z. Wiss. Zool., t. IC.

1916. —— *Das Verhalten transplantierter Beinknospen von Rana fusca.* Id., t. CXV.

1925. —— *Ueber Entwicklungskorelation zwischen Extremitäten und Nervensystem bei Rana fusca.* Biol. Zentralbl., t. XLV.

1910. Dustin, A.-P. *Le rôle du tropisme et de l'odogenèse dans la régénération du système nerveux.* Arch. de Biol., t. XXV, p. 268-388.

1898. Forssman. *Ueber die Ursachen welche die Wachstumrichtung der peripheren Nervenfaser bei der Regeneration bestimmen.* Zieglers Beiträge, t. XLIV.

1900. —— *Zur Kenntnis des Neurotropismus.* Id., t. XXVII.

1929. Grigorieff, L. M. *Wachstum und Differenzierung des Nervengewebes und seine Beziehung zu anderen Geweben unter Bedingung der Kultur in vitro.* Anat. Anz., t. LXVIII, p. 129-237.

1931. —— *Differenzierung des Nervengewebes ausserhalb des Organismus.* Arch. exp. Zellf., t. II, p. 483-519.

1933. —— *Differenzierung des Nervengewebes ausserhalb des Organismus.* Id., t. XIII, p. 195-220.

1925. Hamburger, V. *Ueber den Einfluss des Nervensystems auf die Entwicklung der Extremitäten von Rana fusca.* Arch. Entw. Mech., t. CV, p. 144-201.

1927. —— *Entwicklungsphysiologische Beziehungen zwischen den Extremitäten der Amphibien und ihrer Innervation.* Die Naturwissenschaften, t. XV, p. 657-661 et 677-685.

1928. HAMBURGER, V. *Die Entwicklung experimentell erzeugter nervenloser und schwach innervierter Extremitäten von Anuren.* Arch. Entw. Mech., t. CXIV, p. 272-273.

1929. —— *Experimentelle Beiträge zur Entwicklungsphysiologie: Nervenbahnen in den Froschenextremitäten.* Id., t. CXIX, p. 47-99.

1931. NUSSMANN, T. C. *Further observations on the influence of transplanted eyes on the development of spinal nerves in Amblystoma punctatum.* J. Exp. Zool., t. LVIII, p. 21-30.

1933. PETERFI, T. und Williams, S. C. *Elektrische Reizversuche an gezüchteten Gewebezellen. II. Versuche an verschiedenen Gewebekulturen.* Arch. f. Exp. Zellforsch., t. XVI, p. 230-258.

1935. SZEPSENWOL, J. *Une nouvelle technique d'imprégnation argentique du système nerveux.* C. R. de la Soc. de Biol., t. CXX, p. 689-690.

1936. —— *Causalité de la différenciation de la cellule nerveuse et détermination de la croissance de ses prolongements.* Arch. d'Anat. micr., t. XXXII, fasc. I, p. 1-104.

1923. TELLO, J. F. *Gegenwärtige Anschauungen über den Neurotropismus.* Vorträge und Aufsätze über Entwicklung der Organismen. t. XXXIII.

1934. WEISS, P. *In vitro experiments on the factors determining the course of the out growing nerve fiber.* J. Exp. Zool., t. LXVIII, p. 393-448.

1929. WIEMANN, H. L. and NUSSMANN, T. C. *Experimental modification of the nerve development in Amblystoma.* Phys. Zool., t. II.

Tome 44, nº 6. — Janvier 1937.

RÉSULTATS DE LA MISSION SCIENTIFIQUE SUISSE EN ANGOLA
(2me VOYAGE), 1932-1933.

Coléoptères d'Angola [1]

par

M. PIC

I. CLÉRIDES

Cylidrus fasciatus var. *bimaculatus* Spin. Bimbi, oct. 1932.

Cette espèce, avec sa variété, ne paraît pas rare en Afrique où sa répartition géographique est étendue.

Phloeocopus ferreti Reiche. Bimbi, oct. 1932.

Espèce connue de l'Afrique orientale et méridionale, variable quant aux dessins jaunes des élytres.

Phloeocopus consobrinus Boh. Bimbi, oct. 1932.

Espèce décrite de l'Afrique méridionale, sans macules basales et apicales jaunes aux élytres et dont je ne connais pas en nature de représentant sud-africain. Les exemplaires de l'Angola, sur fond noir, seulement ornés, sur les élytres, d'une fascie jaune postmédiane, parfois interrompue, correspondent à la définition de l'espèce par Schenkling (synopsis, in *Ann. Mus. Civ. Genova*, XLI, 1904, p. 170).

Gyponyx seydeli Pic. Kalukembé, déc., et Kuvangu.

Espèce décrite du Congo belge.

Gyponyx fulvus Qued. Ganda, oct., Ebanga, nov., et Kuvangu.

Espèce décrite du Quango.

[1] Voir M. Pic in *Revue suisse de Zoologie*, T. 38, nº 24, 1931; T. 43, nº 28, 1936.

Thanasimus monardi n. sp.

Oblongo-elongatus, parum nitidus, griseo aut fusco pubescens, pro parte hirsutus, niger, elytris ad basin late, scutello, pectore et abdomine antice rufis, elytris ad medium arcuate argenteo fasciatis et ante apicem reducte et fere recte argenteo fasciatis. Capite diverse, pro parte sparse, punctato, oculis prominulis, distantibus; antennis nigris, brevibus, articulis 6-10 brevibus, subdentatis, articulo ultimo apice truncato; thorace robusto, antice et postice angustiore, ad medium transverse sulcato, postice marginato, diverse pro parte ruguloso-punctato; elytris thorace sat latioribus, parum elongatis, subparallelis, postice attenuatis, plus minusve fortiter lineato punctatis, intervallis postice minute punctatis; pedibus nigris, griseo pubescentibus et longe pilosis. Long. 8 mill. Bimbi, oct. 1932 (type dans la collection Pic, paratype au Musée d'histoire naturelle de La Chaux-de-Fonds).

Voisin de *T. Weisei* v. *laterufus* Pic; en diffère, à première vue, par les élytres teintés de violacé sur la partie noire et ayant une fascie antéapicale (au lieu d'une macule apicale) blanche.

Erymanthus sp. (*horridus* Westw. var. probablement). Un seul exemplaire de Bimbi, oct. 1932.

Pour identifier sûrement cette forme, il serait utile d'étudier d'autres exemplaires. Insecte noir en dessous, jaune en dessus avec des dessins noirs au thorax et aux élytres qui sont presque parallèles, diversement ponctués-fovéolés avec, vers le sommet, de nombreux tubercules noirs ou jaunes; pattes noires avec les cuisses antérieures bimaculées, les autres unimaculées de jaune.

Tarsostenus univittatus Rossi. Kului, en sept. Espèce cosmopolite, assez commune.

Necrobia rufipes de Geer. Un exemplaire recueilli à Vila-da-Ponte (Kuvangu).

Espèce cosmopolite, commune.

II. CRIOCÉRIDES ET MÉGALOPIDES
[Col. Phytophages.]

Le Dr A. Monard m'a communiqué en étude six espèces de l'Angola dont quatre, avec une variété, sont nouvelles (les types,

ou paratypes, des nouveautés sont dans ma collection, ainsi qu'au Musée d'histoire naturelle de La Chaux-de-Fonds); en voici l'énumération avec les descriptions des nouveautés.

1° Criocérides.

Crioceris atrimembris n.sp.

Elongatus, nitidus, supra fere glaber, niger, collo, thorace supra, elytris abdomineque apice rufis. Capite sat lato, supra inaequale, antice fortiter et sparse punctato, postice pro parte dense, inaequale punctato, in vertice trisulcato; antennis brevibus et latis, articulis 4-10 opacis, plus minusve transversis, articulo ultimo breve; thorace breve et lato, ad medium paulo strangulato, antice lateraliter subarcuato, postice fera recto, ad basin lateraliter oblique sulcato et medio paulo impresso, fortiter, irregulariter sparseque punctato; scutello lato, subtriangulare, nigro, ad basin paulo rufescente, impunctato; elytris thorace valde latioribus, elongatis, ante medium paulo strangulatis, apice breve attenuatis, marginatis, antice parum fortiter lineato punctatis, postice minute lineato punctatis et substriatis; pedibus parum validis. Long. 11 mill.

Kuvangu (deux exemplaires).

Se distinguera facilement des espèces africaines voisines par la coloration entièrement noire des antennes et des pattes. Peut se placer près de *C. cafra* Lac., de forme plus allongée avec la tête bicolore, les pattes entièrement noires.

Lema striatipennis n.sp.

Oblongo-elongata, parum nitida, supra fere glabra, nigra, vage subaenescens, elytris anguste luteo cinctis, his distincte striatis. Capite robusto, fortiter pro parte dense punctato, inter oculos trisulcato; antennis sat elongatis, articulo 5° elongato, parum crasso, 6-10 fere aequaliter elongatis, parum crassis, articulo ultimo elongato; thorace sat breve et lato, lateraliter ad medium paulo strangulato, antice angulate dilatato, postice fere recto, ante basin transverse subsulcato, sat fortiter, pro parte densissime, punctato; scutello angustato, apice subtruncato, parum punctato; elytris thorace valde latioribus, parum elongatis, postice attenuatis, distincte striato-punctatis, intervallis convexis, minute punctatis;

pedibus sat elongatis, non dense griseo pubescentibus, infra corpore sparse griseo pubescente. Long. 8 mill.

Kuvangu (2 exemplaires).

Espèce distincte, à première vue, par ses élytres striés et de coloration particulière avec ces organes foncés bordés de clair sur tout leur pourtour. A placer peut-être près de *L. incomparabilis* Heinze qui m'est inconnu en nature.

Sigrisma viridipennis Pic v. nov. *elongata*.

Elongata, nitida, nigro-metallica, elytris violaceis, thorace testaceo, medio sat anguste nigro vittato, vitta antice paulo latiora. Long. près de 6 mill.

Kuvangu (plusieurs exemplaires).

Diffère du type *S. viridipennis* Pic par la forme un peu plus allongée, le prothorax moins trapu, un peu moins élargi en avant, avec la bande foncée plus étroite.

2° Mégalopides.

Colobapsis costatipennis n.sp.

Oblongo-elongata, nitida, parum et sparse pubescens, rufa, antennis pedibusque pro majore parte nigris, infra corpore medio nigro notato, elytris ad medium in disco nigro maculatis. Capite parum robusto, inter oculos foveolato, minute, sparse, irregulariter punctato, oculis mediocris, parum prominulis; thorace breve et lato, antice paulo attenuato, postice strangulato et transverse sulcato, ante basin externe fortiter tuberculato, minute et sparse punctato, in disco aliquot indistincte brunneo binotato; scutello lato, apice subarcuato; elytris thorace valde latioribus, parum elongatis, apice attenuatis, humeris paulo prominulis, in disco medio bicostulatis, diverse et irregulariter punctatis; pedibus nigris, femoribus pro parte rufis, tibiis intermediis et posticis curvatis. Long. 14-15 mill.

Kuvangu (deux exemplaires).

Espèce distincte de celles publiées par ses élytres conjointement munis de petites côtes et unimaculés de noir sur le milieu de chacun de ces organes.

Leucostea nigromaculata Pic, Bimbi, oct. 1932 (un exemplaire).

Sphondilia bicoloriventris n.sp.

Elongata, postice paulo attenuata, pro parte nitida, pro parte subopaca, griseo aut albo pubescens, rufa aut nigra, elytris luteis, ad humeros brunneo aut rufo notatis. Capite thoraceque dense punctatis, regulariter non dense pubescentibus; capite sat elongato et robusto, rufo, inter oculos nigro notato; antennis nigris; thorace parum lato, sat breve, postice paulo angustiore, nigro et rufo cincto; scutello nigro, apice truncato; elytris ad humeros thorace paulo latioribus, sat elongatis, postice attenuatis, parum fortiter non dense punctatis, ad suturam pro parte albo pubescentibus; infra corpore nigro, pectore pygidioque diverse rufis, albo pubescentibus, pectore postice luteo pubescente; pedibus rufis, tibiis intermediis arcuatis, posticis elongatis, pro parte curvatis et longe pilosis. Long. 10-13 mill.

Kuvangu (plusieurs exemplaires).

Voisin de *S. testacea* Pic et s'en distinguant, à première vue, par la coloration largement foncée du dessous du corps avec les épaules de coloration moins claire que le reste des élytres.

Tome 44, nº 7. — Avril 1937.

Prof. Dr E. HANDSCHIN
Studienreise auf den Sunda-Inseln und in Nordaustralien
1930-1932

Gryllidae et Tridactylidae des Iles de la Sonde et de l'Australie du Nord

par

L. CHOPARD

Paris.

Avec 9 figures dans le texte.

Les Gryllides et Tridactylides récoltés par le Professeur Handschin au cours de son voyage dans les îles de la Sonde et dans l'Australie du Nord forment une intéressante collection d'une trentaine d'espèces, dont quelques-unes nouvelles, beaucoup d'autres imparfaitement connues. L'ensemble permet de compléter nos connaissances sur un bon nombre de formes, soit au point de vue de leur morphologie, soit en ce qui concerne leur distribution géographique.

Fam. **GRYLLIDAE.**

Subfam. **Gryllotalpinae.**

Gryllotalpa africana Beauv.

Nouvelle-Guinée: Merauki (Dr Wirz); Kema, à la lumière. Australie: Port Darwin, juin 1934, 1 ♀.

Subfam. **Gryllinae.**

Gymnogryllus Novae-Guineae Chop.

Rook Isl.: Umboi (Hediger, 1930), 1 ♀.

La description de cette espèce paraîtra dans une Revision des Gryllides de la région malaise en préparation. Elle diffère de *G. angustus* Sauss. par l'oviscapte plus long, à valves apicales plus

étroites. L'individu de Rook Isl. ne diffère du type de Nouvelle-Guinée que par les épines des tibias postérieurs un peu plus longues et au nombre de 5 au bord externe au lieu de 4; ce caractère me paraît être purement individuel.

Gymnogryllus brevicauda, n.sp.

Type: Marrakai, mai 1931, 1 ♀; allotype: même localité, 1 ♂.

♀. Taille moyenne, brun roux, luisant. Tête rousse avec des traces de bandes jaunes sur l'occiput; le front et le vertex finement ponctués et montrant en outre quelques points enfoncés, beaucoup plus gros, épars; rostre frontal large, les ocelles latéraux unis par une fine suture concave. Face assez longue, brun roux, l'écusson facial un peu ridé. Palpes assez longs; 4me article des palpes maxillaires un peu plus court que le 3me; 5me long, faiblement élargi à l'apex.

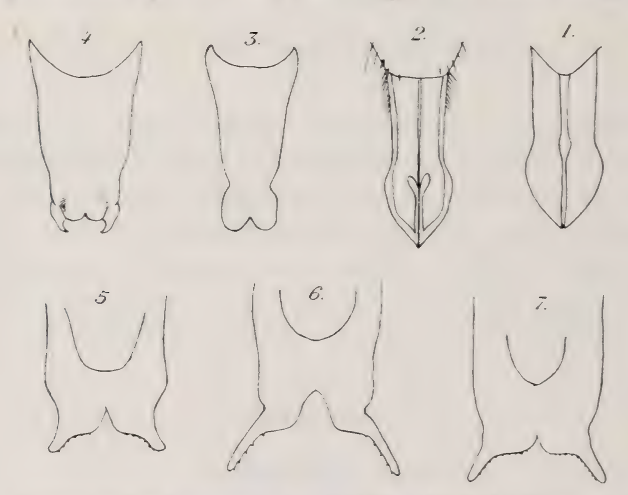


Fig. 1. — *Gymnogryllus brevicauda* n. sp. Oviscapte vu du dessus. — Fig. 2: *Id.*, vu du dessous. — Fig. 3: Genitalia de *Pteronemobius parallelus* Chop. — Fig. 4: *Id.*, *P. ornaticeps* Chop. — Fig. 5: Apex des pièces génitales de *Metioche flavipes* Sauss. — Fig. 6: *Id.*, *M. vittaticollis insularis* Sauss. (provenant de Bourail, Nouvelle-Calédonie). — Fig. 7: *Id.*, *M. areolata* Chop.

Yeux grands, un peu aplatis, leur bord inférieur droit, arrivant presque au bord supérieur de la mandibule; ocelles gros, disposés en ligne arquée.

Pronotum un peu élargi en avant, à bord antérieur concave, bord postérieur sinué; disque brun roux assez foncé; les impressions piriformes plus claires, étroites, allongées; toute la surface garnie

d'une ponctuation assez forte et assez régulière; lobes latéraux à bord inférieur droit, angles arrondis, presque entièrement jaunâtres. Abdomen brun dessus, jaunâtre dessous; plaque sous-génitale petite, un peu tronquée à l'apex. Oviscapte très court, un peu aplati, les valves supérieures grandes et larges, à boid externe très convexe, aiguës à l'apex; valves inférieures plus courtes, également larges et aiguës, présentant une forte encoche basilaire (fig. 1-2).

Pattes assez longues, plus claires que le corps, pubescentes. Tibias antérieurs épais à l'apex, à éperons très forts, perforés d'un grand tympan externe et d'un petit interne. Fémurs postérieurs un peu striés de brun à la face externe. Tibias armés de 5 épines internes, 6 externes, dont la première très petite [1]; éperon supérieur interne beaucoup plus long que le moyen; métatarses allongés, armés de 5 à 6 denticules sur chaque bord.

Elytres brunâtres, luisants, à nervures du champ dorsal obliques, régulières; nervules transverses nombreuses, formant des aréoles très allongées; champ latéral jaunâtre; *Sc* à 5 branches. Ailes caudées.

♂. Forme générale et couleur de la femelle. Elytres à miroir carré à angles très arrondis; champ anal très allongé, présentant 7 secteurs et une réticulation étroite, très régulière; 3 obliques. Tibias postérieurs armés de 5 épines sur chaque bord.

Long.: ♀ 23^{mm}, ♂ 25^{mm}; fém. post.: ♀ 15^{mm},5, ♂ 16^{mm}; tib. post.: ♀ 9^{mm}, ♂ 9^{mm},5; élytres: ♀ 16^{mm},5, ♂ 19^{mm}; oviscapte: 3^{mm}.

Cette espèce diffère de *G. brachyxiphus* Chop. par le pronotum plus fortement ponctué, par l'élytre du mâle à miroir moins transversal et champ apical plus court, par l'oviscapte encore plus court chez la femelle.

Gryllus bimaculatus De G.

Timor: Amarassi, décembre 1931, 1 ♀.

Gryllulus blennus Sauss.

Iles Salomon: Bougainville, Buin (Hediger, 1930), 1 ♀.

Gryllulus mediocris Mjöb.

Australie: Burnside, mai 1931, 1 ♂; Katherine, mai 1931, 2 ♂, 2 ♀.

---

[1] Bien que ce caractère soit symétrique, il semble résulter d'une anomalie.

Gryllulus lepidus Walk.

Australie: Burnside, avril 1931, 1 ♀.

Scapsipedus ceylonicus Chop.

Flores: Ende, décembre 1931, 1 ♂.

Cette espèce, voisine du *S. aspersus* Walk., n'était connue que de Ceylon et du Sud de l'Inde.

Subfam. **Nemobiinae.**

Pteronemobius ornaticeps Chop.

Australie: Burnside, mai 1931, 1 ♂.

Pteronemobius parallelus Chop.

Australie: Burnside, avril 1931, 1 ♀; Port Darwin, 1 ♂.

La conformation de l'appareil copulateur est tout à fait différente chez ces deux espèces, beaucoup plus étroit et dépourvu de crochets apicaux chez *parallelus* (fig. 3-4); le type est néanmoins comparable et différent des formes indiennes apparentées à *heydeni* Fisch.

Subfam. **Trigonidiinae.**

Metioche flavipes Sauss.

Java: Rause Pani, Tengger, 2100 m., février 1931, 1 ♂.

L'étude des pièces génitales montre que cette espèce est vraiment différente de la forme microptère de *vittaticollis* (*insularis* Sauss.); alors que chez ces deux derniers, l'épiphalle montre des angles prolongés en longues cornes denticulées, chez *flavipes*, celles-ci sont courtes, rappelant beaucoup plus le cornet qu'on trouve chez *Trigonidium cicindeloides* et nombre d'autres espèces (fig. 5-6).

Metioche haani Sauss.

Java: Buitenzorg, novembre 1931, 1 ♀.

Cette espèce a tout à fait l'aspect d'un *Trigonidium cicindeloides*, mais avec une nervation de *Metioche;* les élytres sont noirs, luisants, à nervures peu saillantes, au nombre de 4 dans le champ dorsal, presque parallèles, la première divisée à la base, jusqu'au tiers environ, et à l'élytre droit seulement; espaces internervaires lisses, les nervules très peu nombreuses, un peu obliques.

Metioche areolata Chop.

Java: Sempol, Idjen, février 1931, 1 ♂ macroptère.

Cet individu correspond bien au type d'Australie; les pièces génitales sont du type de *vittaticollis*, mais à cornes moins longues (fig. 7).

Metioche bicolor Stål.

Java: Buitenzorg, décembre 1930, 1 ♀.

Metiochodes flavescens Chop.

Australie: Burnside, avril 1931, 1 ♂.

Paratrigonidium fuscocinctum Chop.

Java: Buitenzorg, Puntjak, novembre 1930, 2 ♂; Salak, 1000 m., décembre 1930, 1 ♂.

Homoeoxipha lycoides Walk.

Java: Depok, novembre 1930, 1 ♀.

Anaxipha longipennis Serv.

Java: Buitenzorg, décembre 1930, 2 ♀.

Subfam. **Oecanthinae.**

Oecanthus indicus Sauss.

Flores: Ende, décembre 1931, 3 ♂.
Java: Sempol, Idjen, 2000 m., février 1931, 2 ♀.

Oecanthus rufescens Serv.

Australie: Burnside, mai 1931, 1 ♀; Pine-Creek, mars 1931, 1 ♂, 1 ♀.

Subfam. **Pentacentrinae.**

Pentacentrus velutinus, n.sp.

Type: Marrakai, mai 1931, 1 ♀.

Petit, brun, pubescent. Tête brune, ponctuée, le front un peu aplati; rostre frontal un peu plus étroit que le premier article antennaire. Face très courte, brune. Palpes courts, brun clair; 4me article des palpes maxillaires égal au 3me, un peu élargi à l'apex; 5me court

et très large, un peu obliquement tronqué à l'apex. Antennes brunes, épaisses. Yeux arrondis; ocelles latéraux assez grands, ronds, l'antérieur très petit, placé un peu avant l'extrémité du rostre.

Pronotum transversal, à bord antérieur droit, bordé de longues soies, bord postérieur fortement sinué; disque peu convexe, un peu irrégulier, pubescent; lobes latéraux courts, très fortement arrondis en avant, à bord inférieur remontant en arrière. Abdomen brun dessus, jaunâtre dessous; plaque sous-génitale petite, subanguleuse. Oviscapte assez long, presque droit, à valves apicales étroites, lisses, un peu arrondies à l'apex, les supérieures légèrement échancrées à la base, les inférieures séparées de la tige par une profonde encoche.

Pattes assez courtes, brun testacé, plus claires que le corps. Tibias antérieurs perforés à la face interne d'un assez grand tympan presque rond. Fémurs postérieurs assez forts, d'une coloration uniforme, pubescents; tibias assez courts, jaunâtres; éperons externes inférieur et supérieur égaux, presque semblables aux épines, le médian plus long; les deux éperons internes assez longs, l'inférieur un peu plus long que le supérieur; métatarses longs, comprimés, présentant 6 à 7 denticules sur chaque bord et deux éperons, dont l'interne plus long; 3me article long et grêle.

Elytres d'un brun uniforme, un peu plus clair vers l'arête, pubescents; champ dorsal présentant 4 nervures longitudinales simples, presque parallèles, la plus proche de l'arête seule un peu sinuée; nervules transverses nulles; champ latéral concolore, à 3 nervures simples, parallèles, droites, et 1 nervure incomplète. Ailes caudées.

Long.: 7^{mm}; long. avec les ailes: 10^{mm},5; fém. post.: 4^{mm},5; oviscapte: 3^{mm},5.

Cette espèce ressemble à *P. brunneus* Chop., mais en diffère par des élytres très pubescents.

Subfam. **Phalangopsinae.**

Parendacustes handschini n.sp.

Type: Java, Tjibodas, août 1931, 1 ♂.

Taille et aspect de *P. javanus* Chop., les pattes un peu plus longues; coloration brunâtre, les nervures de l'élytre se détachant en jaunâtre sur un fond assez foncé. Tête large, le rostre frontal plus étroit que le premier article antennaire. Face allongée, testacée avec

une tache brune sous les antennes. Antennes et palpes brun jaunâtre; palpes maxillaires longs, à 4me article un peu plus court que le 3me et le 5me, ce dernier légèrement dilaté à l'apex. Yeux saillants, allongés en pointe au bord inférieur; ocelles petits, l'antérieur presque à l'extrémité du rostre, les latéraux bien séparés à la base.

Pronotum fortement transversal, à bord antérieur faiblement concave, bord postérieur droit, tous deux ciliés; disque convexe, un peu irrégulier, pubescent; lobes latéraux à bord inférieur remontant fortement en arrière, angle antérieur un peu écarté du corps. Abdomen brunâtre, pubescent, à cerques très longs; plaque sous- génitale à bord postérieur presque droit.

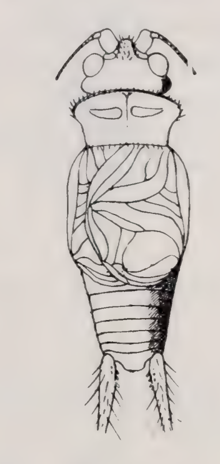


Fig. 8.
Parendacustes handschini n. sp., ♀.

Pattes antérieures et intermédiaires longues, pubescentes; fémurs peu renflés, présentant deux anneaux brunâtres au milieu et à l'extrémité; tibias grêles, ornés de trois anneaux bruns peu marqués, les antérieurs perforés d'un petit tympan à la face interne; tarses très allongés, surtout les métatarses.

Elytres (fig. 8) ne dépassant pas le milieu de l'abdomen, brunâtres avec les nervures jaunes; miroir transversal, presque ovale, divisé bien au-dessous du milieu par une nervure coudée un peu avant l'apex; *Di* tigée à la base avec la première corde, très oblique; première corde anguleuse, la deuxième sinuée; 4 veines obliques; champ latéral à bord inférieur très remontant, la *Sc* présentant trois branches irrégulières.

Long.: 11mm,5; élytre: 5mm.

Le type de cette espèce est malheureusement en très mauvais état, les pattes postérieures manquant et l'extrémité abdominale détériorée de telle façon que l'étude des pièces génitales est impossible. La nervation de l'élytre suffit cependant parfaitement à la caractériser.

Subfam. **Itarinae.**

Itara microcephala Haan.

Java: Tjibodas, Gedeh, août 1931, 1 ♀.

Subfam. **Eneopterinae.**

Cardiodactylus novae-guineae Haan.

Iles Salomon: Kira Kira, Makira (Paravicini, mars 1929); Buma, Malaita (Paravicini, mai 1929); Guadalcanar, Aola, novembre 1928; Makira, Wai-Maomera (Paravicini, mars 1929); Neupoas (Bühler); Lavolay (Bühler).

N[lle]-Géorgie: Ratuna (Paravicini, juillet 1929).

Cette espèce est la plus abondamment représentée dans la collection.

Cardiodactylus haani Sauss.

N[lle]-Irlande: Lou (Bühler), 1 ♀.

Cardiodactylus pictus Sauss.

New Britain: Mövehafen (Hediger, 1930), 1 ♀; Gasmata (janvier 1930); 1 ♀.

Cardiodactylus rufidulus Sauss.

Iles Salomon: Malaita, Buma (Paravicini, mai 1929), 3 ♂; Guadalcanar, Aola, octobre 1928, 1 ♀.

Le type (♀) de cette espèce devrait se trouver dans les collections du Muséum d'Histoire naturelle de Paris, mais je l'ai cherché en vain; l'espèce semble d'ailleurs bien reconnaissable à sa coloration roussâtre uniforme avec deux taches noirâtres, séparées par une bande jaune, à la base des élytres. Ces taches sont un peu plus grandes chez le mâle, dont la nervation est plus simplifiée que celle de *C. novae-guineae*, les cordes étant presque droites jusqu'à l'extrémité de l'élytre, la diagonale courte, divisée, mais ne formant pas de miroir, les autres nervures ayant tout à fait l'apparence de la femelle.

Paraeneopterus handschini n.sp.

Type: Australie: Burnside, juin 1931, 1 ♀.

Aptère, faciès d'un *Euscyrtus;* testacé un peu roussâtre avec une large bande noirâtre dorsale allant de la base du mésonotum à

l'extrémité de l'abdomen. Tête assez grosse, presque globuleuse; front un peu convexe, lisse, un peu ponctué, orné de trois bandes noirâtres, dont la médiane s'étendant de la base jusqu'à l'extrémité du rostre, un peu élargie au milieu, divisée près de la base de l'occiput par une petite ligne jaune en Y; rostre frontal très large, arrondi; face assez courte, fortement bombée, l'écusson facial formant une grosse protubérance arrondie, mouchetée de noir. Yeux arrondis, peu saillants; ocelles très petits, l'antérieur placé un peu avant l'extrémité du rostre. Antennes très fines, jaunâtres à la base, noires à l'apex. Palpes assez courts, les trois derniers articles des palpes maxillaires subégaux, le 5me modérément élargi en triangle, rembruni à l'apex.

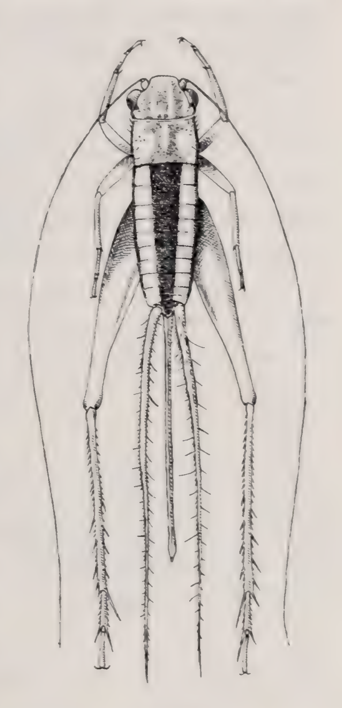


Fig. 9.
Paraeneopterus handschini n. sp., ♂.

Pronotum transversal, à bords antérieur et postérieur très légèrement concaves, les côtés faiblement convexes; toute la surface est garnie d'une fine pubescence couchée et il existe une série de points sétifères le long des bords antérieur et postérieur, et épars sur le disque; disque roussâtre avec une tache brune médiane irrégulière, contournant les impressions piriformes; lobes latéraux à bord inférieur remontant fortement en arrière, à angle antérieur subaigu, leur partie inférieure jaunâtre, la partie supérieure occupée par une large bande noirâtre. Méso- et métanotum à bord postérieur droit, semblables aux tergites abdominaux; l'ensemble est légèrement rétréci vers l'apex, très pubescent, d'une couleur testacée un peu rosée avec la bande noire dont il a été question plus haut, occupant toute la partie médiane, allant en se rétrécissant vers l'apex; une autre bande noirâtre court sur les flancs, faisant suite à celle des lobes latéraux du pronotum; plaque sous-génitale petite, échancrée à l'apex. Oviscapte long, légèrement courbé vers le haut, à valves apicales lancéolées, lisses. Cerques extrêmement longs.

Pattes assez courtes, testacées, très pubescentes et garnies de soies espacées. Tibias antérieurs perforés d'un tympan externe; tarses antérieurs et intermédiaires longs, surtout le métatarse; 2me article très petit. Fémurs postérieurs assez épais, rembrunis à la face supérieure, présentant à la face interne une bande noirâtre et, au bord inférieur, trois petites taches noires portant chacune une très longue soie. Tibias un peu plus courts que les fémurs, grisâtres, serrulés et armés, dans la moitié apicale, de 4 épines assez longues et un peu courbées, la dernière du bord externe plus courte que les autres et très rapprochée de l'éperon; éperon externe supérieur court, l'inférieur un peu plus long, le médian double de l'inférieur; éperon interne moyen très long, le supérieur et l'inférieur égaux, presque aussi longs que le médian externe; métatarses assez courts, un peu comprimés, mais plutôt épais, à bord supéro-externe armé de 5 denticules, le bord interne portant un seul denticule apical; éperons très longs, surtout l'interne qui atteint presque l'apex du 3me article, l'externe légèrement incurvé; 3me article grêle.

Long.: 10mm; fém. post.: 8mm,2; oviscapte 12mm,5; cerques: 18mm.

Cette petite espèce a un peu l'aspect d'un *Euscyrtus* mais avec une tête et un oviscapte d'Enéoptérien; elle se rapproche certainement de *P. bitaeniatus* Sauss., type du genre, lequel est par ailleurs bien différent des *Lebinthus* avec lesquels Kirby a mis *Paraeneopterus* en synonymie.

Subfam. **Podoscirtinae.**

Madasumma affinis Chop.

Australie: Burnside, mai 1931, 1 ♂.

Hemiphonus callosifrons Chop.

Australie: Burnside, mai 1931, 1 ♀.

Podoscirtus longifemur Chop.

Australie: Port Darwin, avril 1931, 1 ♂.

Podoscirtus javanus Sauss.

Java: Tjisaroea, juillet 1931, 1 ♀.

Aphonomorphus cinereus Haan.

Australie: Port Darwin, juin 1931, 1 ♀.

Aphonomorphus angustissimus Chop.

Australie: Marrakai, 1 ♂; Kadarri, avril, 1 ♂; Ferguson River, mai 1931, 1 ♂; Katherine, 1 ♂; Pine-Creek, mai 1931, 1 ♀.

Euscyrtus concinnus Haan.

Java: Tjigombong, octobre 1931, 1 ♂.

Fam. **TRIDACTYLIDAE.**

Subfam. **Tridactylinae.**

Tridactylus pulex Sauss.

Java: Buitenzorg, octobre 1931, 1 ♂.

Tome 44, nº 8. — Avril 1937.

Professor Dr. E. HANDSCHIN
Studienreise auf den Sunda-Inseln und in Nordaustralien
1930-1932.

Acrydiinae (Orthopt. Acrididae) von Java, den Kleinen Sunda-Inseln und Nordaustralien.

von

Klaus GÜNTHER

Dresden.

Mit Tafel 2.

Die Acrydiinenausbeute seiner Reise, die mir Herr Professor Dr. Handschin dankenswerter Weise zur Bearbeitung übergab, ist zwar nur klein, doch bei der gegenwärtigen unzulänglichen und überdies getrübten Kenntnis jener Acrididenunterfamilie von nicht zu unterschätzender Wichtigkeit. Sie enthält zwei neue Arten, zu denen eine weitere von den Herren Drs. Bühler und Meyer, Basel, auf Timor gesammelte kommt, und gewährt darüber hinaus die Möglichkeit, gewisse systematische Schwierigkeiten erneut zu behandeln und der Klärung näher zu bringen. Das Material befindet sich im Naturhistorischen Museum Basel.

Criotettix bispinosus Dalm. 1818.

1 ♂, Buitenzorg, I.1931.

Die totale Länge des Tieres beträgt 15,2, die des Pronotums 14,5 mm.

C. saginatus Bol. halte ich für synonym zu der Dalman'schen Art, so wie diese nach Bolivar 1887 aufzufassen ist. Dem Unterschiede dieser beiden Arten, die noch Ebner 1935, ohne sie beide zu kennen, für sicher verschieden halten zu sollen glaubt, bin ich lange nachgegangen; sehr beträchtliche Mengen von hierher

gehörigen Tieren von allen grossen Sunda-Inseln lagen mir hauptsächlich aus dem Museum Buitenzorg und aus der Coll. Dr. WILLEMSE vor: nirgends ist mir eine mit *C. bispinosus* Dalm. (Bol. 1887) so nahe verwandte selbständige Art begegnet, wie *C. saginatus* Bol. nach der Originalbeschreibung und nach der Abbildung BRUNNERS, 1893, es ist. *C. bispinosus* variiert individuell in Grenzen, die bereits die in den BOLIVAR'schen Beschreibungen von *C. bispinosus* und *C. saginatus* angegebenen Unterschiede einschliessen; ausserdem bildet die Art noch, nur in grösseren Serien wohl unterscheidbare, Lokalformen auf den grossen Sunda-Inseln aus (*C. nexuosus* Bol., *C. longinotus* Hanc. und *C. fuscus* Hanc., alle von Nordborneo, sind aber, trotz grösster Ähnlichkeit der beiden letztgenannten mit *C. bispinosus*, zumindest untereinander alle verschieden; ich sah die Typen). Lediglich als Lokalformen des *C. bispinosus*, wenn auch von der Nominatform deutlicher als die auf den grossen Sunda-Inseln zu konstatierenden verschieden, scheinen mir ebenfalls *C. miliarius* Bol. von Ceylon und *C. borrei* Bol. von Hinterindien zu bewerten zu sein; ich sah die Typen. Östlich von Java scheint die Art nicht mehr vorzukommen.

KIRBY 1914 unterscheidet *C. bispinosus* und *C. saginatus*, den er synonym zu *C. inornatus* Wlkr. setzt, nach den ± nach hinten gerichteten Dornen des Pronotumseitenlappens und nach der Anzahl der Hinterschienendörnchen: das eine ist ein Unding und das andere fand ich individuellen Schwankungen unterworfen, ohne jemals genau den von KIRBY gemachten Angaben über ihre Anzahl zu begegnen. HANCOCK 1915 lässt dem *C. bispinosus* im Gegensatze zu *C. saginatus* überhaupt keine Hinterschienendörnchen: ich wage nicht zu entscheiden, wie er zu dieser Angabe für *C. bispinosus* gekommen sein mag, für deren Richtigkeit ich nie einen Anhalt fand.

Criotettix handschini nov. spec.

(Tafel 2, Fig. 1, 2, 8.)

Hyboella dilatata K. Günther (nec de Haan). Arb. morph. taxon. Ent. Brln. Dahlem, II, 1935, p. 251 *(partim)* [1].

---

[1] Obwohl mir die echte *Hyboella dilatata* de Haan auch damals schon sehr wohl bekannt war (sie liegt mir in zahllosen Exemplaren aus den Museen Stettin, Hamburg, Wien, Buitenzorg vor, meist nur mit der Angabe « Java

Holotypus: 1 ♂, Java, Buitenzorg, XI.1931, HANDSCHIN leg., Nathist. Mus. Basel; Paratypen: 1 ♀, Java, Bandoeng, 700 m, X.1934, JACOBSON leg., 1 ♂, 1 ♀, Insel Sebesi, Dammerman leg., IV. 1921, Coll. Dr. WILLEMSE; 1 ♀, Buitenzorg, 5.IV.1923, KARNY leg., Mus. Buitenzorg; 1 ♀, mittleres Ostborneo, 25.XI.1925, SIEBERS leg., Mus. f. Tierkde., Dresden.

Kräftig gebaute, breite Form, am ehesten verwandt mit *Criotettix nexuosus* Bol. 1887 (nur Borneo, Typus liegt mir vor), im Habitus der *Hyboella dilatata* de Haan ähnlich.

Scheitel viel breiter als ein Auge, mit deutlichem, nach hinten verlöschendem Mittelkiel, und jederseits von diesem mit einer auch nach vorn deutlich begrenzten Grube; Scheitel in genauer Profilansicht nicht nach oben und nicht nach vorn über die Augen tretend. Stirnkiele in Profilansicht ganz wenig vor die Augen tretend, flach konkav, zwischen den, neben den unteren Augenrändern inserierenden, Fühlerwurzeln stark vorgebuchtet, unterhalb davon deutlich eingekerbt. Fühler kräftig, so lang wie die Vorderseite des Kopfes. Pronotum mit geradem Vorderrand, Seitenkiele der Prozona kräftig ausgebildet und sehr deutlich nach hinten konvergierend. Mittelkiel sehr kräftig, in Seitenansicht vom Vorderrande bis zu einer Stelle hinter der Mitte der Elytre flach ± regelmässig bogig verlaufend, von oben gesehen, deutlich kompress und erhaben. Zwischen den Schultern ist auch die Pronotumfläche jederseits vom Mittelkiel etwas erhaben; halbseitliche abgekürzte Zwischenkiele zwischen den Schultern können vorhanden sein. Hinter der Schulterregion ist die Pronotumfläche ± deutlich grubig eingesenkt. Auf dem Pronotumfortsatze verläuft der Mittelkiel ganz niedrig, regelmässig höckerig oder eng wellig; in den Senkungen kann er fast ganz erlöschen. Die Pronotumoberfläche ist feiner oder gröber rauh, körnelig oder granulös; längliche Höckerchen oder Runzeln sind fast nicht ausgebildet. Nach hinten reicht das Pronotum bis zum Ende der Hinterschenkel oder, bei Tieren von Borneo und Sebesi, ganz unmerklich darüber hinaus und endet spitz. Die Seitenlappen des Pronotums sind in

---

Mus. Hamburg auch « Soekaboemi », Mus. Buitenzorg « Tjibodas », « Djasinga »). habe ich l. c. durch irgend eine traurige Verwirrung drei Tiere als *Hyboella dilatata* de Haan ausgegeben, die es nicht sind: das eine ♀ gehört zur hier beschriebenen Art, die beiden anderen ♀♀ zu *Criotettix robustus* Hanc. 1907, dessen Paratypus mir vorlag.

einen deutlichen und wenig nach hinten gerichteten, kurzen Dorn ausgezogen.

Elytren schmal, über dreimal so lang wie breit; die Alae reichen bis über die Mitte, aber nicht bis ans Ende des Pronotumforsatzes. Kanten der vier vorderen Schenkel flach wellig, die der hinteren glatt. Hinterschienen mit bedornten Kanten, erstes Hintertarsenglied viel länger als drittes, die drei Pulvillen mässig spitz, keinesfalls gedornt, fast gleich lang. Long. tot. ♂ 11-13, ♀ 13-16 mm, pron. ♂ 10-12, ♀ 12-14,6 mm, fem. post. ♂ 7-8, ♀ 8-9 mm.

Die Dornen der Pronotumseitenlappen können stärker oder schwächer ausgebildet sein, am stärksten sind sie es beim Typus und den Tieren von Sebesi und Borneo, schwächer bei den javanischen Stücken ausser dem Typus. *Criotettix handschini* n. sp. ist der *Hyboella dilatata* de Haan unbezweifelbar sehr ähnlich und von ihr hauptsächlich durch die in Dornen ausgezogenen Pronotumseitenlappen geschieden; ausserdem vielleicht noch durch eine schwer zu schildernde Verschiedenheit in der Konfiguration des Pronotumforsatzes, der, von oben gesehen, bei *C. handschini* schmaler auszulaufen scheint, ferner vielleicht durch den unmerklich schmaleren Scheitel der neuen Art. Eine weitere ähnliche Form liegt von Sumatra (Mus. Buitenzorg) und von Ostbali (Coll. Dr. WILLEMSE) vor; sie hat im Gegensatze zu *H. dilatata* de Haan nach aussen gewendete Pronotumseitenlappen, die aber nur stumpf enden und keineswegs, wie bei *C. handschini*, auch nur andeutungsweise gedornt sind: diese Form stellt einen vollkommenen Übergang zwischen *Hyboella dilatata* de Haan und *Criotettix handschini* dar, und ich kann den Verdacht nicht von der Hand weisen, dass es bei diesen beiden Arten sich nur um Lokalformen einer Art handelt. Das würde freilich den Wert des Pronotumseitenlappendornes als Art-, Gattungs- und sogar Sektionenkriterium, als das er bei der Acrydiinensystematik figuriert, sehr beeinträchtigen. Schliesslich steht dem *Criotettix handschini* sehr nahe der etwas längere und vollkommener geflügelte *C. robustus* Hanc. 1907, der mir in Anzahl aus Borneo (Mus. Oxford — Typus, Mus. Stettin, Mus. Buitenzorg) und etwas abweichend auch aus Südsumatra (Coll. Dr. WILLEMSE) bekannt ist und seinerseits wieder zu den schwer abzugrenzenden Arten *C. fuscus* Hc. 1907 und *C. nexuosus* Bol. 1887 hinüber leitet, deren Typen ich sah.

Eucriotettix oculatus magnus Hanc. 1907.

1 ♂, Buitenzorg, I.1931.

Die totale Länge des Exemplares beträgt 13,7, die des Pro notums 12,5 mm.

Die Nominatform der Art (Bolivar 1898) ist von Sumatra beschrieben und mir von dort (Mus. Buitenzorg, Coll. Dr. Willemse) sowie von der malayischen Halbinsel (Fed. Malay St. Mus.) bekannt. Die Form von Java, woher schon Bolivar 1898 die Art erwähnt, ist im Allgemeinen etwas grösser und auch schlanker als die Nominatform; Hancock gab ihr den oben genannten Namen: die Pronotumlänge dieser javanischen Rasse beträgt ♂ 12,5-14, ♀ 15,5-16 mm; vereinzelt kommen auch grössere oder kleinere Tiere vor. Die Art unterliegt auch mancherlei individuellen Schwankungen: die Exsertion der Augen kann stärker oder geringer sein, ganz allgemein ist sie bei den ♀♀ deutlicher als bei den ♂♂. Auffällig ist bei der Javarasse, die mir aus dem Mus. Buitenzorg auch von der Insel Krakatau bekannt wurde, das meist deutlich heller als der Körper gefärbte Gesicht der Tiere, das gelb, dunkel- oder ziegelrot sein kann. Das Abdomen ist bei der javanischen Rasse des *C. oculatus* so gezeichnet und gefärbt, wie es Bolivar für *Criotettix flavopictus* von Südindien (1902) beschreibt; ich vermute weitgehende Ähnlichkeit beider Arten auch sonst.

Die von Willemse in Arch. Hydrobiol., Suppl. IX, 1931, p. 45, als *Criotettix oculatus* Bol. angegebene Form, die dort von ganz Java, Mittel- und Südsumatra vorlag, ist auch mir durch die Liebenswürdigkeit des Autors bekannt geworden. Von diesen Tieren entsprechen die Exemplare von Mittelsumatra (Kapala Tjurup) den anderen mir bekannten Sumatrastücken und der Originalbeschreibung der Nominatform; die vom Toba-See sind kleiner (Pronotum ♂ 9,5, ♀ 13 mm); die javanischen Stücke sind auffallend klein gegenüber den mir sonst zahlreich bekannten javanischen Vertretern dieser Art.

Die nahe verwandte Art *E. tricarinatus* Bol., von Ceylon, ist kleiner, daneben deutlich schmäler als etwa ausnahmsweise auch so kleine Specimina des *E. oculatus*.

Östlich von Java, auf Lombok, Flores und Sumbawa kommt eine nahe verwandte Art, wahrscheinlich auch nur Localrasse von *E. oculatus* Bol., vor, die meist grösser und kräftiger als die java-

nische Form ist und des für diese so characteristischen hellfarbigen Gesichtes entbehrt; sie ist als *Criotettix lombokensis* Bol. 1909 beschrieben und lag mir im Typus (Mus. Genf) und in sehr zahlreichen von Rensch gesammelten Exemplaren aus dem Zool. Mus. Berlin vor (Pronotum ♂ 13,5-16, ♀ 16-18 mm). Ähnlich, mit etwas rauherer Oberfläche des Pronotumfortsatzes, liegt mir eine überaus nahe verwandte Form von Formosa vor (vielleicht die von Karny 1915 als *C. bispinosus* von Formosa gedeutete Art !), und eine noch etwas grössere von Kanton, China (Pronotum ♀ 19,5 mm): hier dürfte es sich um den von Nordindien beschriebenen *Eucriotettix flavopictus maximus* Hanc. 1912 (Hebard 1929) handeln. So schliessen sich vielleicht die Rassenkreise *E. oculatus* und *E. flavopictus* zu einem einzigen zusammen; zu dem letztgenannten gehören noch eine ganze Anzahl hier nicht genannter Formen, zu *oculatus* wahrscheinlich als Rassen auch die ähnlichen philippinischen Formen, darunter die sehr grosse *Tefrinda* (= *Chthonius* Bol., = *Chthonotettix* Hanc.) *palpata* Bol.: da ich von manchen philippinischen Lokalitäten sonst nicht von *Tefrinda palpata* unterscheidbare Exemplare kenne, die das für diese Art bezeichnende stark verbreiterte letzte Palpenglied nicht haben, so möchte ich zunächst dem stark verbreiterten letzten Palpenglied der echten *Tefrinda palpata* (von Südluzón) weder generische noch auch eigentlich specifische Bedeutung beimessen; mir liegen solche philippinische Formen und *Tefrinda palpata* aus dem Museum Berlin vor.

Falconius clavitarsis Bol. 1887.

Java: 3 ♂♂, 1 ♀, G. Salak, 1000 m, 18.XII.1930, 2 ♂♂, 1 ♀, Buitenzorg, 11.VIII.1931.

Die ♂♂ der *Falconius*-Arten zeigen nicht wie die ♀♀ das dritte Hintertarsenglied verdickt, entbehren also des generischen Charakteristikums; das von Bolivar 1909 nach einem ♂ beschriebene *Eugavialidium bedoti* aus Java wurde schon früher (1935) als synonym zu *F. clavitarsis* nachgewiesen.

Loxilobus insidiosus Bol. 1887.

1 ♂, Java, s.v. Tjgombong, Java, 14.XII.1930.

Diese von Malakka und Borneo bisher in der Literatur erwähnte Art wird hier nun auch von Java nachgewiesen. Sie liegt mir des

weiteren auch von Sumatra (Mus. Buitenzorg) und von den föderierten malayischen Sultanaten (Fed. Mal. St. Mus.) in Anzahl vor; diese Tiere von Malaya haben grössten Teils ein wesentlich längeres Pronotum als die von Insulinde. Von Java kenne ich noch folgende Exemplare: 2 ♂♂, Kamodjan, G. Guntur, Westjava, 1350 m, III.1934, H. Overbeck leg., Mus. f. Tierkde., Dresden; 2 ♀♀, Idjen, Biawan, Ostjava, 950 m, VI. 1924, H. Dammerman leg.

Mazarredia ophthalmica javanensis n. subsp.

(Fig. 4, 11.)

1 ♀, Westjava, Depok, II.1931, Handschin leg., Nathist. Mus. Basel, ferner: 1 ♀, Westjava, Depok, 14.V.1929, Karny leg., Mus. Buitenzorg; 1 ♀, Westjava, Soekaboemi, XII.1934, Coll. Dr. Willemse.

Durch die Freundlichkeit des Herrn Dr. J. Carl, Sous-Directeur des Muséum d'Histoire naturelle in Genf, lag mir der Typus der Nominatform (♂ Nordostassam, Sibsagar) vor: *M. ophthalmica* hat mit der Artengruppe um *M. sculpta* Bol. wenig Ähnlichkeit. Sie ist zunächst durch den ziemlich stark über das Pronotum erhobenen Kopf ausgezeichnet; zwischen den Augen ist der Scheitel ein wenig eingesenkt, höchstens so breit wie ein Auge und nach vorn verschmälert. Die beiderseits seines Mittelkieles deutlichen Gruben reichen, von oben gesehen, fast bis zum Hinterrande der Augen. In genauer Seitenansicht treten die Stirnkiele erst zwischen den unteren Augenhälften vor die Augen hervor und sind dann zwischen den weit unterhalb der Augen gelegenen Fühlerwurzeln stark vorgebuchtet. Die Fühler sind auffallend lang und dünn. Prozonakiele des Pronotums divergieren schwach nach hinten, Mittel- und Seitenkiele des übrigen Pronotums sind deutlich, ganz niedrig leistenförmig. Die Seitenlappen des Pronotums sind an den hinteren Ecken breit abgeschnitten und, von oben gesehen, fast gar nicht nach aussen gewendet. Die Spitzen der schmalen Elytren sind deutlich heller als deren im übrigen dunkelbraune Färbung, gelblich; Alae überragen nicht das Pronotumende. Das dritte Tarsenglied der Hinterfüsse ist ganz wenig länger als das erste; am Metatarsus erscheint nur der erste Pulvillus deutlich, die anderen obliteriert: höchst wahrscheinlich anormal. Totallänge des Typus ♂ 12,5 mm.

Die javanischen Stücke stimmen fast gänzlich mit dem Typus

der Nominatform überein. Sie sind unmerklich schmäler, die Mittel- und Seitenkiele des Pronotums sind etwas stärker leistenförmig ausgeprägt; das dritte Hintertarsenglied ist genau so lang wie das erste; vor allem aber sind sie kleiner: Totallänge ♀♀ Depok 13, ♀ Soekaboemi 12,5 mm, Hinterschenkellänge 5,5-5,6 mm.

Solche geringen und ausser der Grössendifferenz nur durch Vergleich beider Formen feststellbaren Unterschiede hätten mich zur auch nur subspezifischen Abtrennung der Javaform nicht veranlassen können, wären mir nicht auch von Borneo und Sumatra Formen bekannt, die zweifellos als zu *M. ophthalmica* Bol. gehörig anzusehen, aber dennoch von ihm deutlicher als gerade die Javaform verschieden sind, so dass dort eine subspezifische Abtrennung gar nicht zu vermeiden ist. Bei diesen Formen der *M. ophthalmica* von Borneo und Sumatra handelt es sich um die von mir 1935 gemeinsam als ? *Bolotettix quadratus* Hanc. ? beschriebenen Tiere (Arb. morph. taxon. Ent. Brln.-Dahlem, II, p. 259, fig. 5); den Unterschied zwischen denen von Borneo und Sumatra habe ich *l.c.* angegeben. Sie stellen sicher nicht den *Bolotettix quadratus* Hc. dar, der aber möglicherweise eine nahe verwandte Art ist.

Die Nominatform *M. ophthalmica* von Nordindien wurde von Kibry 1914 bei seiner Darstellung der indischen Acrididenfauna übersehen; Hancock 1915 bei der seinigen erwähnte sie zwar, kannte sie aber nicht; dafür beschrieb er eine mit *M. ophthalmica* identische (oder ihr sehr nahe verwandte) Form: den *Bolotettix inermis* von Nordindien (Darjeeling).

Mazarredia platynotus n. sp.

(Fig. 7, 9.)

1 ♀. Timor, Baguia, VIII.1935, Bühler u. Meyer leg. Naturhist. Mus. Basel.

Schwarzbraun. Scheitel schmäler als ein Auge, mit nicht scharf ausgeprägtem Mittelkiel, mit tiefen Gruben jederseits des Mittelkieles, die in der Aufsicht bis über die Augenmitte nach hinten reichen; von der Seite gesehen, tritt der Scheitel weder nach vorn noch nach oben über die Augen hervor. Augen ganz wenig über das Pronotum erhoben, Stirnkiele in genauer Seitenansicht nicht vor sie hervortretend, dagegen zwischen den unmittelbar unter (vor) den Augen eingelenkten Fühlerwurzeln bogig erhoben. Antennen

ziemlich kurz, so lang wie die Vorderseite des Kopfes. Pronotum vorn gerade, mit lederiger, fast völlig planer Oberfläche, in der der Mittelkiel nur angedeutet ist. Prozonaseitenkiele parallel, ebenso die abgekürzten halbseitlichen Kiele zwischen den Schultern. Schulterkiele und Seitenkiele des Pronotumfortsatzes unscharf, die Schultern selbst etwas erhöht und seitwärts heraustretend, so dass zwischen ihnen die Pronotumfläche und unter ihnen die Pronotumseitenlappen flach konkav sind. Pronotumseitenlappen am Ende breit abgeschnitten und mit stumpfer Spitze nach aussen gewendet. Elytren schmal, am Ende flach abgerundet, Alae nicht den Pronotumfortsatz überragend. Abdomen mit gelben Flecken auf dunklem Grunde; Legescheidenklappen mässig lang. Die vier vorderen Schenkel mit ganz schwach welligen Kanten, die hinteren breit, im vorderen Dritteil graubraun, dahinter fast schwarz mit kleinen gelben Flecken an der oberen Kante. Hinterschienen an der äusseren Kante in den distalen zwei Dritteilen, an der inneren Kante nur im mittleren Dritteil bedornt. Drittes Hintertarsenglied fast so lang wie erstes, dessen drei Pulvillen gleichlang und stumpf. Long. tot. 15,5, pron. 14,5, fem. post. 7 mm.

Steht vielleicht den neuguineensischen *Mazarredia*-Arten um *M. gibbosa* Bol. und *M. reducta* Gthr. nahe, ist von ihnen allen aber schon durch den schmäleren Scheitel deutlich geschieden.

Systolederus injucundus n. sp.

(Fig. 3, 10.)

Holotypus: 1 ♂, Java, Buitenzorg, Handschin leg., II.1931, Nathist. Mus. Basel; ferner Paratypen: 1 ♂, 1 ♀, « Java », Mus. Stettin; 1 ♂, Buitenzorg; 2 ♀♀, Nordostsumatra, Habinsaran; 2 ♀♀, Südsumatra, Wai Lima, Lampongs, Mus. Buitenzorg.

Kleine, schlanke Art; Kopf wenig über das Pronotum erhoben, mit mässig grossen Augen. Der nach vorn verjüngte Scheitel an der engsten Stelle schmäler als das erste Fühlerglied breit ist. Stirnkiele, von der Seite gesehen, zwischen den Fühlerwurzeln ganz schwach vorgebuchtet, unter ihnen eingekerbt. Die oberen Ocellen nur wenig unter der Augenmitte; Fühlerwurzeln unmittelbar unter den Augenunterrändern. Pronotum plan oder gleichmässig schwach quer gewölbt, mit undeutlichen, ganz schwach nach hinten konvergierenden Prozonaseitenkielen; auch die übrigen

Kiele sind sehr schwach ausgeprägt, immerhin ist der Mittelkiel gut sichtbar. Seitenlappen des Pronotums, von oben gesehen, völlig anliegend. Elytren von der Mitte an nach hinten stark verjüngt, am Ende fast spitz; Alae mit schwarzem Kostalteil, sie reichen bis ans Ende des Pronotums. Mittelschenkel bei den ♂♂ ganz schwach verdickt. Erstes und drittes Hintertarsenglied gleich lang; dritter Pulvillus des hinteren Metatarsus länger und kräftiger als der zweite oder dritte Pulvillus. Allgemeinfärbung beim Holotypus olivbraun, bei den übrigen Tieren braun, an den Beinen heller; Abdomen schwarz bis auf die letzten drei Segmente. Long. tot. ♂ 10-10,8, ♀ 10-11 mm, pron. ♂ 9,3-9,8, ♀ 9-9,8 mm, fem. post. ♂ 5, ♀ 5-5,2 mm.

Die längeren für die ♂♂ gegebenen Massangaben gelten nur für den Holotypus. Die neue Art ist so klein wie sonst in dieser Gattung nur *S. parvus* Hanc. 1907; bei dieser Art ist aber der Pronotummittelkiel unmittelbar vor den Schultern sehr deutlich erhoben, und die Prozonaseitenkiele fehlen völlig. So sind diese beiden kleinsten Arten des Genus *Systolederus* Bol. wohl unterschieden; ich sah den Typus von *S. parvus* Hanc.

Es soll nicht verschwiegen sein, dass möglicherweise die Paratypen einer anderen, wenn auch sehr nahestehenden Form angehören; die paratypischen ♂♂ sind von dem Holotypus durch etwas geringere Grösse und vielleicht etwas weniger stark exserierten Kopf und ebeneres Pronotum geschieden; Aufklärung ist nur von grösseren Serien zu erwarten, möglichst von einem Fundort, da ja sowohl der Holotypus, wie auch eine der Paratypen, die untereinander gleich sind, von Buitenzorg stammen.

Eine mit den Paratypen identische Form, die aber die Pronotumseitenlappen am Ende nicht völlig anliegend, sondern ein wenig auswärts gebogen zeigt, liegt mir zahlreich aus dem British und dem Fed. Malay St. Museum von einigen Fundorten in Malaya vor; ich habe sie früher zu Unrecht für *S. parvus* gehalten. Vielleicht kann man diese Form als Rasse zu *S. injucundus* betrachten.

Euparatettix histricus ? Stål an *Euparatettix sagittatus* ? Bol.

(Fig. 5, 12-16..)

1 ♂, 1 ♀, Timor, Koepang, XII.1931, V.1935, Naturhist. Mus. Basel.

Die Zugehörigkeit dieser Exemplare zu einer der beiden Arten ist nicht sicher zu klären; da aber die beiden Arten selbst bis

heute nicht sicher geklärt sind, muss zunächst auf sie eingegangen werden:

Die Synonymie für die beiden Arten ist folgende:

1. *Euparatettix histricus* Stål. [1]

Tettix histricus STAL, Freg. Eug. resa, Ins. Orth., 1860, p. 347; STAL, Rec. Orth., I, 1873, p. 149.

Paratettix histricus BOLIVAR, Ann. Soc. Ent. Belg., XXXI, 1887, p. 279.

Paratettix histricus SHIRAKI, Trans. Sapporo Nat. Hist. Soc., I, 2, 1906, p. 7; SJÖSTEDT, Kungl. Vetenskapsakad. Handl., LXII, 3, 1921, p. 16; WILLEMSE, Tijdschr. Ent., LXXIII, 1930, p. 16; SJÖSTEDT, Ark. Zool., XXIII A, 11, 1931, p. 1; SJÖSTEDT, Kungl. Vetenskapsakad. Handl. (3), XV, 1935, p. 10.

Paratettix variabilis BOLIVAR, Ann. Soc. Ent. Belg., XXXI, 1887, p. 276 (partim). nov. synon.[1]; BOLIVAR, Ann. Mus. Civ. Stor. Nat. Genova, XXXIX, 1898, p. 77; BOLIVAR, Ann. Soc. Ent. Fr., LXX, 1901, p. 585.

Euparatettix variabilis HANCOCK, Rec. Ind. Mus., XI, 1915, p. 126; HEBARD, Rev. Suisse Zool., XXXVI, 1929, p. 586.

Paratettix variabilis GÜNTHER, Zool. Anz., CXI, 1935, p. 201.

Cf. *Paratettix (Euparatettix) corpulentus* HANCOCK 1912, 1915, HEBARD 1929, GÜNTHER 1935, 1936.

2. *Euparatettix sagittatus* Bol.

Paratettix sagittatus BOLIVAR, Ann. Soc. Ent. Belg., XXXI, 1887, p. 280.

Xistra sagittata BOLIVAR, Ann. Mus. Civ. Stor. Nat. Genova, XXXIX, 1898, p. 96.

Euparatettix pulvillus HANCOCK, Trans. Ent. Soc. London, 1910, p. 360, tab. 49, figg. 4, 4*a*. nov. synon.

Tetrix polypictus HANCOCK, Sarawak Mus. Journ., I, 3, 1913, p. 52. nov. synon.

Von *Euparatettix histricus* Stål sah ich durch die Güte der betreffenden Herren Abteilungsvorstände den Holotypus STALS (1 ♂, Java, KINB. leg., Mus. Stockholm) und 1 ♀, das auch BOLIVAR und SJÖSTEDT vorlag, von Queensland, Pt. Curtis, DÄMEL leg., Mus. Wien. Diese Tiere stimmen artlich miteinander überein;

---

[1] Die von HANCOCK 1907 (Trans. Ent. Soc. Lond.) als *Paratettix histricus* Stål und *P. variabilis* Bol. bezeichneten Exemplare stellen keine der beiden Arten dar, ich sah diese Tiere; *P. histricus* Hc. 1907 (nec Stål) = *P. lineatus* Hanc. 1907 (= *Bolotettix exiguus* K. Günther 1935); *P. variabilis* Hc. 1907 (nec Bol.) = *Loxilobus truncatus* Hanc. 1907.

das ♂ von Java hat keine Schulterzwischenkiele, das ♀ von Queensland hat solche, die beiden ersten Pulvillen des hinteren Metatarsus sind spitz gedornt. Beide Tiere, vor allem aber der Typus, sind hellgrau, der Typus mit weissen Graneln auf Gesicht und Pronotumseitenlappen, sein Gesicht und die Basis der Hinterschenkel sind weisslich. Mit diesem Holotypus in jeder Hinsicht, vor allem auch in der Färbung, übereinstimmend liegen mir vor 7 ♂♂, 6 ♀♀ von Java, Delanggoe, aus der Collection Dr. Willemse. Einige dieser Tiere haben gelblichweisse Längsstreifen an den Pronotumseiten (cf. *Paratettix albolimbatus* Sjöst. 1935 !); die Alae überragen bei ihnen das Pronotumende um mehr als die Elytrenlänge (cf. *Paratettix longipennis* Sjöst. 1935). Besonders auffällig und interessant verhalten sich diese Tiere in Hinsicht auf die Schulterzwischenkiele: einigen Exemplaren fehlen sie ganz, andere zeigen sie undeutlich und parallel, wieder andere ± deutlich und stark schräg, nach hinten konvergierend. In Seitenansicht verläuft der Pronotummittelkiel in zwei flachen Wellen über der Schulterregion; dies ist bei dem australischen Exemplare weniger deutlich der Fall als bei den javanischen und kann bei den ♂♂ so undeutlich werden, dass der Pronotummittelkiel bei ihnen in ganz flachem, einheitlichem Bogen über der Schulterregion zu verlaufen scheint. Der Kopf ist deutlich exseriert, die in Profilansicht deutlich und gerundet vor die Augen tretenden Stirnkiele können unter undeutlichem stumpfem Winkel mit dem als ein Auge deutlich schmäleren Scheitel zusammentreffen.

Eine mir in zahllosen Exemplaren von Malaya (Lower Perak: Sungei Tengah, Sabak Bernam; Imp. Inst. Ent. London ex Fed. Malay St. Mus.), Sumatra (Amei Kloof, Ft. de Kock, Coll. Willemse; Wai Lima-Lampongs, Mus. Buitenzorg; Soekaranda, Mus. Stettin), Java (Mus. Stettin; Djokjakarta, Mus. Dresden), Borneo (Mittelost-, Mus. Buitenzorg), Celebes (Samanga, Mus. Hamburg; Macassar, Mus. Berlin) vorliegende Art habe ich nach langen Bemühungen und Irrwegen auf *Euparatettix variabilis* Bol. deuten können. Die indischen Cotypen dieser Art habe ich nicht gesehen, wohl aber die von Borneo (sie stimmen in zumindest einem wichtigen Merkmal nicht zur Beschreibung und gehören wahrscheinlich einer anderen Art an, siehe unten), und den von den Philippinen (1 ♂, Mus. Stockholm); dieses letzte Tier ist etwas indifferent und erlaubt keinen sicheren Schluss auf die Species,

die es darstellt. 1 ♂ aber, das mir aus dem Museum Genf zuging, gehört sicher zu der hier in Rede stehenden Art (Coimbatore, Pres. Madras, Indien, A. P. NATHAN leg. 1921); es stammt aus der HEBARD-Collection, wahrscheinlich schon aus der mit dieser vereinigten Sammlung von J. L. HANCOCK, und ist als *Euparatettix variabilis* Bol. determiniert.

Die genannten Tiere also stimmen alle artlich miteinander überein, und es handelt sich dabei um eine heller oder dunkler braun gefärbte Art vom ungefähren Habitus des *Euparatettix personatus* Bol., jedoch grösser und plumper, mit gleichmässig deutlich ausgeprägtem Pronotummittelkiel, der über der Schulterregion in zwei ± deutlichen, flachen Wellen verläuft, was bei den ♂♂ so undeutlich werden kann, dass die Schulterregion in Seitenansicht einheitlich ganz flach gewölbt erscheint. Die Stirnkiele treten in Seitenansicht flach gerundet vor die Augen und stossen zuweilen unter ganz stumpfem Winkel an den Scheitel, der, von oben gesehen, deutlich schmäler als ein Auge ist. Von den Pulvillen des hinteren Metatarsus sind die beiden ersten spitz gedornt, der dritte länger als jeder der beiden anderen. Die Art variiert sehr stark; einmal in der Grösse: sie wird nie so klein, wie der ihr sehr ähnliche aber schmälere *Euparatettix celebicus* Hanc. 1907 (bei *Hedotettix* beschrieben), aber an manchen Orten viel grösser als BOLIVAR es angibt; solche grossen Exemplare sind als *Euparatettix corpulentus* Hanc. 1912 beschrieben (cf. HEBARD 1929). Zum anderen variiert die Art in der Exsertion des Kopfes, diese kann stärker oder geringer sein und ist besonders bei sehr grossen Tieren (*Euparatettix corpulentus* Hc.) meist geringer als bei normal grossen; des weiteren variiert die Länge des dritten Metatarsalpulvillus des Hinterbeines und schliesslich besonders die Schulterzwischenkiele: diese können verhanden sein und parallel oder sehr deutlich schräg nach hinten konvergent verlaufen, sie können auch fehlen (cf. BOLIVAR 1898). Sie fehlen meist bei Stücken von Sumatra und Malaya. Sehr grosse Tiere (*Eup. corpulentus* Hc.), mit den normal grossen vom gleichen Fundort durch alle Übergänge verbunden, liegen mir von Ft. de Kock (Sumatra, E. JACOBSON leg., Coll. WILLEMSE) vor.

Abgesehen davon, dass dort der Pronotummittelkiel nicht in zwei flachen Wellen, sondern gleichmässig ganz flach bogig über der Schulterregion verläuft, wie es mir fast nur für ♂♂, kaum

aber für, wie dort dargestellt, auch ♀♀ bekannt ist, wird der *Euparatettix variabilis* Bol. trefflich wiedergegeben durch die figg. 52, 53 in Kirby, Faun. Brit. Ind., Orth. Acrid., 1914, p. 58. Diese Abbildungen sollen nach der Unterschrift den *Euparatettix personatus* Bol. darstellen; doch gehören sie dieser Art ganz sicher nicht zu, schon wegen der Grösse des dargestellten ♀ nicht.

Man ist bei der Acrydiinensystematik ständig und in beängstigendem Umfange auf den allgemeinen Habitus- und Facies-Eindruck der Tiere als Hauptcriterium für die Unterscheidung der Arten und auch der Gattung angewiesen; nichts will sich dagegen finden lassen; dieser Umstand ist es auch, der die Acrydiinen bei den Systematikern so augenscheinlich missliebig gemacht hat, zu endlosen Missverständnissen über die Auffassung einzelner Arten führt und deren Klassifikation zu einem nachgerade kaum mehr entwirrbaren Dickicht macht. Es leuchtet ein, dass der Habitus, die Facies der Tiere, als spezifisches Hauptkriterium einen ausserordentlichen Unsicherheitsfaktor einschliesst: die bei der Konservierung etwas verschobene Kopfhaltung, vor allem auch die bei den Acrydiinen so mannigfaltigen Färbungsvariationen beeinflussen den Gesamteindruck eines Tieres nachhaltig [1].

So sehen denn auch wegen ihrer hellgrauen Färbung, wegen ihres weissen Gesichtes und der weissen Hinterschenkelbasis mit den weissen Graneln auf Gesicht und Pronotumseitenlappen, der Typus von *Eup. histricus* Stal und die oben erwähnten, mit ihm übereinstimmenden javanischen Tiere völlig anders aus als diejenigen, die als *Eup. variabilis* Bol. zu deuten sind. Dennoch stimmen beide genau miteinander überein, ausser eben in der Färbung; die kleinen Graneln auf Gesicht und Pronotumseitenlappen sind auch bei *variabilis* vorhanden, doch sind sie dort nicht weiss und daher fast unwahrnehmbar.

Somit halte ich *Euparatettix variabilis* Bol. für identisch mit *Eup. histricus* Stål, da kein Unterschied ausser der Farbe zu erkennen ist, und die Variabilität, besonders hinsichtlich der Schulterzwischenkiele, in ganz der gleichen Weise bei beiden sich erstreckt.

[1] So hat z. B. Bolivar auf Grund des allgemeinen Habitus bei *Systolederus* Bol. die Art *languidus* beschrieben, und doch handelt es sich bei dem Typus, den ich sah (♀, Mus. Stockholm), um ein postmortal stark deformiertes, seitlich zusammengequetschtes Tier, das vielleicht zu *Euparatettix*, niemals aber zu *Systolederus* gehört.

Hebard 1929 hält ganz offenbar die beiden Arten für verschieden, und er erwähnt bei *Ergatettix nodulosus* Hanc., dass dieser Art der *Eup. histricus* Stål in gewisser Weise ähnlich sei, er läge ihm von den Loo-Choo (= Riu Kiu) -Inseln vor. Dabei handelt es sich entweder um eine andere Art oder um Exemplare, wie die hier speziell vorliegenden von der Insel Timor, die weiter unten genau behandelt werden; der echte *Eup. histricus* Stål ähnelt niemals auch nur im geringsten den *Ergatettix* (= *Indatettix*) -Arten. Ob Shiraki 1906 wirklich *Eup. histricus* Stål vor sich hatte, ist fraglich.

Unter seinem Material zu *Paratettix variabilis* erwähnt Bolivar 1887 auch Tiere von Borneo; ich sah diese: 1 ♂, 1 ♀, Borneo, Grabowski leg., Mus. Wien. Diese Tiere ähneln den hier als *Eup. variabilis* Bol. diskutierten fast vollkommen, aber im Profil ist ihr Gesicht etwas stärker fliehend und auch bei den ♀♀ verläuft der Pronotummittelkiel in einheitlich flachem Bogen über der Schulterregion; vor allem aber sind bei ihnen die ersten beiden Pulvillen des hinteren Metatarsus zwar spitz, aber niemals gedornt, wie es bei *Eup. histricus* (= *variabilis*) sehr deutlich der Fall ist. Parallele Schulterzwischenkiele sind vorhanden. Von dieser Art, die ich für verschieden von *Eup. histricus* halten möchte, liegen mir noch vier weitere Exemplare vor aus dem mittleren Ostborneo (Mus. Buitenzorg, H. C. Siebers leg. 1925: 1935 bei Behandlung von dessen Ausbeute kannte ich diese Tiere noch nicht). Die Species variiert auch etwas in der Grösse und scheint selten zu sein; möglicherweise kommt sie nur im mittleren und südlichen Ostborneo vor, wo allein auch Grabowski nur war, und sicher findet sie sich nicht in Sarawak.

Bei den in Zool. Anz., CXI, 1935, p. 201 und in «Nova Guinea», Zool. XVII, 1936, p. 349, figg. 25*a-c* von mir als ? *Paratettix corpulentus* Hanc. ? bezeichneten Tieren, wie sie mir inzwischen auch von den Neuen Hebriden aus dem British Museum bekannt wurden, handelt es sich um in ähnlicher Weise verschiedenen Formen: Nur die von den Salomonen (nicht alle, wie in ,,Nova Guinea" *l.c.*angegeben !) haben die beiden ersten Metatarsalpulvillen spitz gedornt und stellen vielleicht wirklich den *Eup. corpulentus* Hanc. dar; die von Neuguinea und den Neuen Hebriden haben jene Pulvillen keineswegs gedornt und sind vielleicht die dem *Eup. corpulentus* entsprechende Grossform zu jener Art, die die von Bolivar als *Eup. variabilis* aus Borneo bezeichneten Tiere darstellt.

Euparatettix sagittatus Bol. ist eine Art, die dem *Eup. histricus* Stal im Habitus sehr ähnelt; sie hat immer deutlich exserierten Kopf, in Seitenansicht über der Schulterregion in zwei flachen Wellen verlaufenden Mittelkiel und die beiden ersten Pulvillen des hinteren Metatarsus spitz gedornt; Schulterzwischenkiele habe ich bei ihr nicht beobachtet. Auch bei ihr ist der Scheitel schmäler als ein Auge; der Hauptunterschied zu *Eup. histricus* ist, dass die in Seitenansicht vor die Augen tretenden Stirnkiele eben vor den Augen ausgekehlt, konkav, sind, und unter deutlichem Winkel an den Scheitel stossen. Ferner hat *Eup. sagittatus* im Allgemeinen deutlich kürzere Legescheidenklappen der ♀♀ (vergl. die Abb. des *Eup. pulvillus* Hanc. 1910); doch kommen sie so kurz anscheinend auch zuweilen bei *Eup. histricus* vor (Malaya). Von *Eup. sagittatus* Bol. sah ich nicht den Typus, wohl aber ein ♂ von Sumatra (Pangherang Pisang, E. Modigliani leg., « *Xistra sagittata* Bol. », Mus. Stockholm), das Bolivar 1898 vorlag, als er die Art zu *Xistra* Bol. stellte (dort gehört sie keinesfalls hin; der Typus von *Xistra* ist nach Kirby 1910 die Art *gogorzae* Bol., die keine näheren Verwandten hat). Der *Paratettix sagittatus* Bol. ist im allgemeinen auffällig bunt, grau oder braun oder gelb mit dunkelgrau oder schwarz marmoriert, oft mit grossen schwarzen Dorsalflecken hinter der Schulterregion, zuweilen mit sehr auffälligen ockergelben Hinterschenkelbinden. Die Art variiert etwas, aber nicht so stark wie *histricus*, in der Grösse; sie ist mir von Malaya, Sumatra, Borneo, Java und Neuguinea bekannt und kommt mancherorts (Ft. de Kock, Singapore) mit *Eup. histricus* Stål zusammen vor. Ohne weiteres synonym zu ihr ist nach der vortrefflichen Beschreibung *Tetrix polypictus* Hanc. 1913, ferner auch nach der sehr deutlichen Abbildung *Euparatettix pulvillus* Hanc. 1910.

Ähnlich dieser Art ist *Paratettix contractus* Bol. (= *Xistra tricristata* var. *sumatrana* Bol. 1898); diese Art hat breiteren Scheitel, weniger oder nicht exserierten Kopf und auffällig kürzere Antennen als *Eup. sagittatus;* bei einiger Übung und Vergleichsmöglichkeit sind die beiden Arten unfehlbar zu unterscheiden. Für dem *Eup. sagittatus* sehr ähnlich halte ich *P. mimus* Bol. 1887. Diese Art ist kleiner, mit kaum oder nicht exseriertem Kopf, von *P. contractus* aber in sonst gleicher Weise wie *Eup. sagittatus* unterschieden; eine mir in Anzahl von Ostjava (Idjen) und vereinzelt von Südostborneo vorliegende Art deute ich auf *P. mimus* Bol.

Es kann vorkommen, dass bei *Eup. sagittatus* in Profilansicht die Stirnkiele vor den Augen weniger deutlich und nur ganz schwach eingebuchtet oder konkav sind; gar nicht eingebuchtet sind sie bei den hier vorliegenden 1 ♂, 1 ♀ von Koepang, Timor. Freilich treten sie auch nicht wie bei *Eup. histricus* gerundet vor die Augen hervor, sondern gerade und fliehend verlaufen sie von ihrer weitesten Vorbuchtung zwischen den Fühlerwurzeln bis zum oberen Augenrande. Das ♀ hat die kurzen Legescheidenklappen, wie sie bei *Eup. sagittatus* stets, bei *Eup. histricus* kaum je vorkommen. Immerhin ist angesichts der Bildung der Stirnkiele vor den Augen die Zugehörigkeit dieser Exemplare von Timor zu der einen oder der anderen der in Rede stehenden Arten nicht zu entscheiden.

Die in Seitenansicht gerade zum oberen Augenrand fliehenden Stirnkiele erinnern in gewisser Hinsicht, besonders beim ♂, an die *Indatettix* (= *Ergatettix*) -Arten, obwohl aus gewichtigen Gründen an eine wirkliche Beziehung dieser Exemplare von Timor zu *Indatettix* Hc. nicht zu denken ist. Vielleicht aber hält Hebard solche Tiere wie diese von Timor für typische Vertreter des *Eup. histricus* Stal, wenn er 1929 (siehe oben) bei der Erwähnung des *Ergatettix nodulosus* Hanc. schreibt, dass der *Eup. histricus* Stål, der ihm von den Loo-Choo (= Riu Kiu) -Inseln vorläge, den *Ergatettix* (= *Indatettix*) -Arten etwas ähnlich sei.

Um einen Vergleich mit den hier von Koepang vorliegenden ♂♀ (Tafel 2, Fig. 5, 13, 16) zu ermöglichen und einen Anhalt für das über *Eup. histricus* Stål und *E. sagittatus* Bol. ausgeführte zu geben, sind die Kopfprofile von *E. histricus*, *E. sagittatus* und *Indatettix* spec. in Tafel 2, Fig. 12, 14, 15 abgebildet. Entscheidend ist die Konfi guration der Stirnkiele vor den Augen. Die Fig. 15 ist nach-einem sehr grossen Specimen von Südsumatra gemacht, das aber sonst völlig mit *Indatettix scabripes* Bol. 1898, dessen Cotypus vorliegt, übereinstimmt. Dieses Profil ist charakteristisch für alle Indatettix-Formen, die ich sah. Die Abb. des *Indatettix scabripes* Bol. bei Willemse (Ent. Tijdschr., LXXIII, 1930, p. 14, fig. 7) ist ungenau, offenbar verzerrt und nicht aus genauer Profilansicht gemacht.

Paratettix femoralis Bol. 1887.

Nordaustralien: 1 ♂, 1 ♀, Darwin, N. T., I.1931, 2 ♂♂, Burnside, N. T., IV. 1931, 1 ♀ Marrakai, N. T., V.1931.

Diese Tiere sind etwas länger und vielleicht etwas schmächtiger als diejenigen, die ich früher (Zool. Anz., CXI, 1935, p. 201, fig. 5, und Eos, XI, 1935, p. 111) als *Paratettix pullus* Bol. bezeichnet habe; sonst stimmen sie vollkommen mit diesen überein. Durch Typenvergleich stellte Sjöstedt 1921 (Acrid. Australica) die Identität von *P. femoralis* Bol. mit *P. similis* Bol. und *Hedotettix affinis* Bol. fest. Schon an den genannten Stellen vermutete ich, dass auch *P. pullus* Bol. sec. Gthr. 1935 mit *P. femoralis* identisch sein möchte, und das Studium reichlichen Materiales von Südostneuguinea (British Museum) zeigte mir, dass tatsächlich diese Arten ineinander übergehen.

Inzwischen aber ging mir aus dem British Museum durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Professors Uvarov Acrydiinenmaterial von den Neuen Hebriden und den Fidschi-Inseln zu; darunter befindet sich eine kleine *Paratettix*-Form, die sehr wohl der echte *Paratettix pullus* Bol. 1887 sein kann; sie ist vom Artenkreis um *P. histricus* Stal und *P. femoralis* Bol. recht verschieden. Aufklärung kann nur Autopsie und Vergleich der Typen des *P. pullus* bringen.

Danach wäre es möglich, dass die von mir 1935 *ll.cc.* als *Paratettix pullus* Bol. bezeichnete und abgebildete Form fälschlich auf diese Art gedeutet ist.

Die Masse der hier vorliegenden Exemplare sind: Long. tot. ♂ 11-11,5, ♀ 12,4 mm; long. pron. ♂ 8,5, ♀ 9,5 mm; fem. post. ♂ 3,8, ♀ 4,5 mm.

Indatettix spec.

1 ♀, Java, Buitenzorg, XII.1930.

Die genaue Zugehörigkeit dieser Form von Java, zu der mir noch sehr reiches Material aus den Museen Buitenzorg und Stettin, ferner aus der Collection Dr. Willemse vorliegt, kann ich nicht feststellen; die systematischen Verhältnisse gerade in dieser Gattung sind ausserordentlich schwierig. Hebard, 1929, hält den *Indatettix parvus* Hanc. samt *Indatettix pilosus* Hc., sowie den *I. tarsalis* Kirby für identisch mit *I. dorsifer* Wlkr.; auch *I. nodulosus* Hanc. und *I. interruptus* Br. v. W. vermutet er als synonym zu *I. dorsifer*. Die Sumatraform der Gattung ist jedenfalls als *Indatettix scabripes* Bol. 1898 beschrieben und festgelegt, ich sah den Typus; die

durchschnittlich um 1 mm kürzere Javaform hält HEBARD, 1929, der sie auch kennt, für eine von *I. dorsifer* Wlkr. unterschiedene Art. Die Insulinde-Formen von *Indatettix* Hanc. entsprechen in der Seitenansicht alle ± dem von KIRBY, 1914, p. 51, fig. 48, fälschlich als *Mazarredia sculpta* Bol. abgebildeten Tiere, während *l.c.*, p. 70, fig. 62, die nach HEBARD 1929 den *I. dorsifer* Wlkr. darstellt, eine von den Insulinde-Formen der Gattung *Indatettix* in der Tat verschiedene Species zu sein scheint, wenn nicht die Abbildung ungenau ist.

Coptotettix fuliginosus abbreviatus Bol. 1898.

(Fig. 6, 17.)

1 ♀, Java, Buitenzorg, VII.1931; ferner 1 ♀, « Java », Mus. f. Tierkde., Dresden. 1 ♀, Insel Bawean, V.1926, DAMMERMAN leg., Mus. Buitenzorg.

Der Typus des *C. fuliginosus* Bol. liegt mir vor (Mus. Wien); den des *C. f. abbreviatus* konnte ich nicht erhalten. Die hier als die forma *abbreviatus* angesehenen Exemplare gleichen dem Typus der Nominatform so sehr, dass ich sie für zu dieser Art gehörig halten möchte; immerhin ist die Pronotumoberfläche vermöge der deutlicher ausgeprägten Längsrunzeln etwas rauher, das Gesichtsprofil zeigt eine ganz leichte Einbuchtung am unteren Ocellus. Wie bei der Stammform, deren Typus die reichlich ungenaue Fundortangabe « Ind. orient. » trägt, convergieren die Prozonaseitenkiele bei den vorliegenden Tieren deutlich nach hinten, während die abgekürzten halbseitlichen Kiele zwischen den Schultern nach hinten schwach divergieren. Long. pron. 10-10,5 mm; also etwas mehr, als von BOLIVAR für diese von Sumatra beschriebene Form angegeben wurde.

C. fuliginosus abbreviatus ist von Sumatra beschrieben; WILLEMSE 1930 wiederholt diese Beschreibung und bringt eine Photographie in Oberaufsicht von einem ♀ Cotypus der Form (Mus. Genua; WILLEMSE beschriftet irrtümlicher Weise die Abb. als « *C. f. sumatranus* Bol. »); doch ist an dieser Photographie kaum etwas zu sehen.

ERKLÄRUNG DER TAFEL 2.

Fig. 1. *Criotettix handschini* n. sp. ♂, Holotypus, von oben. — Fig. 2. *Criotettix handschini* n. sp. ♀, Paratypus von Buitenzorg, von oben. — Fig. 3. *Systolederus injucundus* n. sp. ♂, Holotypus, von oben. — Fig. 4. *Mazarredia ophthalmica javanensis* n. ssp. ♀, Cotypus, von oben. — Fig. 5. *Euparatettix histricus* ? Stål an *Euparatettix sagittatus* ? Bol. ♀ von Keopang, Timor, von oben. — Fig. 6. *Coptotettix fuliginosus abbreviatus* Bol. ♀ von Buitenzorg, von oben. — Fig. 7. *Mazarredia platynotus* n. sp. ♀, Holotypus, von der Seite. — Fig. 8. *Criotettix handschini* n. sp. ♂, Holotypus, von der Seite. — Fig. 9. *Mazarredia platynotus* n. sp. ♀, Holotypus, von oben. — Fig. 10. *Systolederus injucundus* n. sp. ♂, Holotypus, von der Seite. — Fig. 11. *Mazarredia ophthalmica javanensis* n. ssp. ♀, Cotypus, von der Seite. — Fig. 12. *Euparatettix sagittatus* Bol. ♀, Kopf von der Seite [1]. — Fig. 13. *Euparatettix histricus* ? Stal an *Euparatettix sagittatus* ? Bol. ♂ von Koepang, Timor, Kopf von der Seite. — Fig. 14. *Euparatettix histricus* Stål ♀, Kopf von der Seite. — Fig. 15. *Indatettix* spec. (cf. p. 137). ♀ von Südsumatra, Kopf von der Seite. — Fig. 16. *Euparatettix histricus* ? Stål an *Euparatettix sagittatus* ? Bol. ♀ von Koepang, Seite. — Fig. 17. *Coptotettix fuliginosus abbreviatus* Bol. ♀, von Buitenzorg, Timor, von der von der Seite.

Vergrösserung 4-5 ×, Fig. 12-15: 6,5 ×.

---

[1] Genau das gleiche Profil haben auch *Paratettix contractus* Bol. 1887 (= *Xistra tricristata* var. *sumatrana* Bol. 1898) von Sumatra and Borneo und der kleinere *Paratettix tricristatus* Bol. 1898 von Java (= *Acrydium cuspidatum* Hanc. 1907), cf. den Text; ferner *Paratettix mimus* Bol. 1887.



K. GÜNTHER. — ACRYDIINAE.

Tome 44, nº 9. — Avril 1937.

Prof. Dr. E. HANDSCHIN
Studienreise auf den Sunda-Inseln und in Nordaustralien
1930-1932

Notizen über indo-malayische Plecopteren I.

von

Dr. D. C. GEIJSKES
(Lab. v. Entomologie, Landbouwhoogeschool, Wageningen, Holland).

Mit 4 Textfiguren.

Die kleine Ausbeute an Plecopteren, welche Herr Prof. Dr. E. Handschin in Basel von seiner indo-australischen Studienreise heimgebracht hat, ist trotz ihrer Unansehnlichkeit von wissenschaftlicher Bedeutung. Im ganzen wurden 13 Exemplare gesammelt, welche wahrscheinlich 4 Arten angehören. Sie lassen sich über zwei Familien, *Nemuridae* und *Perlidae*, verteilen. Unter den Nemuriden befindet sich eine neue Art aus dem Hochgebirge Westjavas, welche insofern interessant ist, als sie einer Untergattung angehört, deren Vertreter bis jetzt nur aus dem Paläarktikum und Nearktikum bekannt geworden sind. Die anderen Arten bieten eine willkommene Gelegenheit, die alten und z. T. sehr provisorischen Beschreibungen zu prüfen und zu vervollständigen. Für die mir zugewiesene Bearbeitung des interessanten Materials möchte ich Herrn Prof. Handschin meinen Dank aussprechen.

Fam. **NEMURIDAE.**

Nemura javanica Banks.

(Fig. 1.)

Nemoura javanica. BANKS 1920. Bull. Mus. Comp. Zool., LXIV, p. 323, pl. 4, fig. 39; pl. 6, fig. 86.

Java, Tjisaroea 1000 m. Jan. 1931. 1 ♂.

Kopf und Thorax in getrocknetem Zustande glänzend pechbraun, in Kalilauge 10% aufgeweicht, durchsichtig braun. Antennen schwarzbraun, distal etwas heller. Ozellen in ein fast gleichseitiges Dreieck gestellt: die hinteren Ozellen grösser als der vordere Ozellus, voneinander ungefähr zweimal so weit entfernt als jeder vom Innenrande des Auges und etwas mehr als vom vorderen Ozellus, im Verhältnis 27: 23. Kopf hinten stark gerundet, die Augen prominent.

Pronotum quadratisch, breiter als lang, im Verhältnis 8: 7; die Vorderecken schwach gerundet, die Seiten parallel. Unterseite ohne Tracheenkiemen, nur jederseits zwischen Kopf und Pronotum ein stummelartiger, weichhäutiger Höcker. Meso- und Metanotum pechbraun. Flügel rauchbraun und etwas irisierend, schmal, mit parabolisch abgerundeten Spitzen. Medianraum mit 5-6, Cubitalraum mit 7 Queradern im Vorderflügel.

Beine braun, Basis und Unterseite der Femora heller; die Mittel- und besonders die Hinterfemora geringelt, d. h. in der Mitte und am distalen Ende befindet sich ein helles Band. Abdomen weichhäutig, graubraun, das 9. und das 10. Segment mit ihren Anhängen stärker chitinisiert.

♂ Subgenitalplatte am 9. Segment lang und schmal, die distale Hälfte nur ein Drittel so breit wie die basale Hälfte. Der basale Fortsatz fast rechteckig und wenig eiförmig verdickt. Subanalklappen lang, jede in zwei stark chitinisierte Griffel auslaufend. Von den Griffeln ist ein äusseres und ein inneres Paar zu unterscheiden; erstere mit einer sichelartigen, einfachen Spitze nach oben (dorsalwärts) gerichtet, die letzteren mit einer kurzen, kräftigen, dreieckigen, nach unten (ventralwärts) gerichteten Spitze versehen. Die Spitzen beider Griffelpaare schnabelartig übereinander greifend. Cerci lang, walzenförmig, eingliedrig, abstehend

behaart, die anderen Anhänge deutlich überragend. Supraanallobus lang und sehr kompliziert gestaltet; der eigentliche Lobus löffelartig ausgehöhlt und bis über das 10. Tergit vorwärts umgeschlagen. Dieser Lobus ist asymmetrisch gebaut, nur der linke

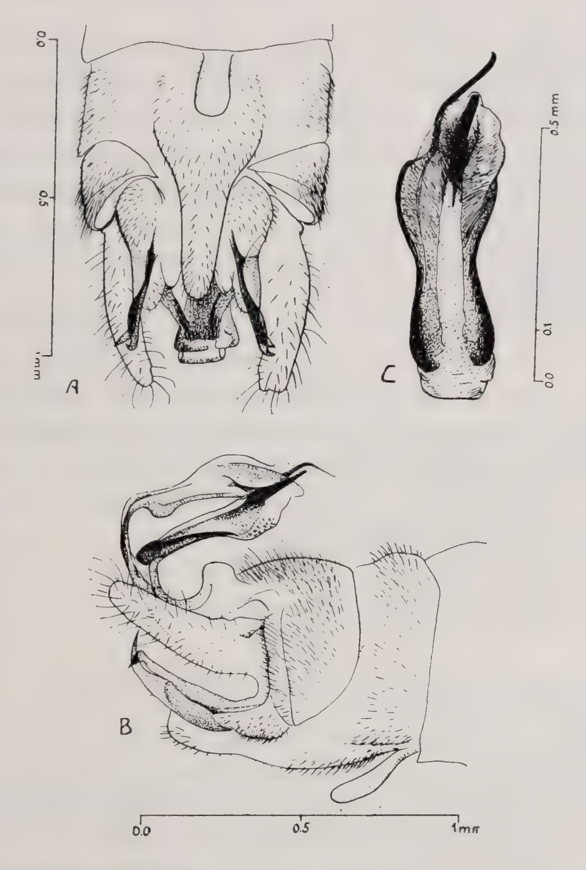


Fig. 1.
Nemura javanica Banks, ♂. Java, Tjisaroea.
A = Hinterleibsende von unten, B = von der rechten Seite, C = Supraanallobus von oben.

Seitenrand läuft in einen dünnen, stark chitinisierten Fortsatz aus, während die Mittelpartie mit einem stumpferen und kürzeren Fortsatz endet. Beide Fortsätze sind nach der rechten Seite abgebogen (siehe Figur). Die Unterseite des Lobus wird durch zwei

Spangen gestützt; bei der Anheftungsstelle befindet sich eine membranöse Partie, welche an der Unterseite mit mehreren kurzen, stark chitinisierten Zähnchen besetzt ist. Die Basis des Supraanallobus am 10. Segment mit einem deutlichen Höcker.

Länge des Körpers bis zu den Flügelspitzen 10 mm, Vorderflügel 7.5 mm.

Die Art gleicht der *N. jacobsoni* Klap. sehr, unterscheidet sich aber von dieser hauptsächlich durch die Subanalklappen, deren Griffelspitzen bei *N. javanica* einfach sind, während bei *N. jacobsoni* die Spitzen der nach oben gerichteten äussern Griffel immer eine Bifurkation aufweisen und die nach unten gerichteten innern Griffelspitzen oft mehrere Zähne oder Dornen tragen. Auch der seitliche linke Fortsatz des Supraanallobus ist bei *javanica* viel länger und dünner als bei *jacobsoni.*

Die kurze Diagnose von Banks stimmt mit dem vorliegenden ♂ gut überein; nur ist darin als Unterschied gegenüber *jacobsoni* angegeben, dass die Beine nicht geringelt sind. Wahrscheinlich hat ihm ein junges, nicht ausgefärbtes Tier vorgelegen. Seine Figuren sind nach getrocknetem Material gezeichnet und stimmen daher mit den wirklichen Verhältnissen nicht ganz überein, lassen jedoch die Art noch gerade erkennen.

Nemura sp.

(Fig. 2.)

Java, Megamendoeng, Nov. 1931, 1 ♀ juv.

Im ganzen hellbraun, nicht ausgefärbt, die Hinterfemora mit geringer Andeutung einer Bänderung. Kopf und Pronotum deformiert, vom letzteren die Ecken gerundet. Flügel hellbraun, schmal und spitz; Vorderflügel im Medianraum mit 5-6, im Cubitalraum mit 9-10 Queradern. Abdomen am 7. Segment ventral mit einer wenig aufgetriebenen Valve, welche seitlich ziemlich stark behaart ist. Segment 8 mit einer breiten Subgenitalplatte, deren Seitenloben stark seitlich divergieren und zugespitzt sind; der Hinterrand gerade, in der Medianpartie mit zwei ziemlich kurzen, stumpfen Spitzen; diese von einander durch eine Ausbuchtung getrennt, welche bis zum Hinterrande der Subgenitalplatte reicht. Subanalklappen breit, dreieckig, unten wenig zugespitzt. Cerci eingliedrig, konisch, ziemlich kurz, abstehend behaart. Supraanallobus stumpf, wenig

vorragend. Länge des Körpers bis zu den Flügelspitzen 10.5 mm, Vorderflügel 9 mm.

Das einzige Exemplar ist leider nicht ausgefärbt, gehört nach der Genitalplatte zweifelsohne zur *jacobsoni*-Gruppe. Soweit meine Kenntnisse reichen, dürfte dieses Exemplar vielleicht zu *N. javanica* Banks gehören, deren ♀ noch unbekannt ist; denn es zeigt in mancher Hinsicht mit dem *javanica* ♂ von Tjisaroea Übereinstimmung, wie in der geringeren Grösse, dem stark gerundeten Kopf, dem breiten und an den Vorderecken deutlich abgerundeten Pronotum, der geringeren Zahl von Queradern im Median- und Cubitalraum, etc. Ein sicheres Merkmal zur Unterscheidung von den *N. jacobsoni*-♀♀, welche mir bekannt sind, habe ich nicht finden können, auch nicht im Bau der Mundteile. Die bestimmte Form der Subgenitalplatte, sowie die breiten Subanalklappen und die relativ kurzen Cerci dürften diesen Typus noch am besten charakterisieren.

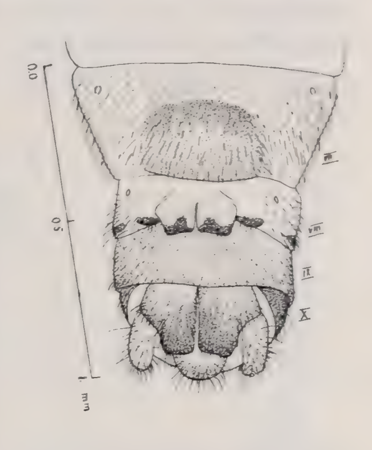


FIG. 2.
Nemura sp., ♀, Java, Megamendoeng. Hinterleibsende von unten.

Nemura (Amphinemura) handschini n. sp.

(Fig. 3.)

Java, Salak 1000 m. 18 Dez. 1930, 1 ♀ (Type); Megamendoeng Nov. 1931 1 ♀; Tjibodas-Gedeh bei Kandang Badak, Aug. 1931, 1 ♀.

Kleine, zarte, dunkle Art. Länge des Körpers bis zu den Flügelspitzen 8-9 mm, des Vorderflügels 6.5-7.5 mm. Kopf und Thorax pechbraun, Antennen braun, die ersten 8-10 basalen Glieder heller. Kopf relativ klein, breiter als das Pronotum, hinten abgerundet, die Augen wenig prominent. Grösste Breite über den Augen 0.95-1 mm. Die hinteren Ozellen grösser als der vordere, voneinander dreimal so weit als vom Innenrande der Augen entfernt, das Verhältnis der Seiten zur Basis des von den Ozellen gebildeten Dreiecks wie 7: 9.

Pronotum dunkler als der Kopf und die übrigen Segmente, etwas breiter als lang: Breite 0.81-0.87 mm. Länge 0.73-0.78 mm: Vorder- und Hinterecken gerundet, die Seiten nach hinten etwas verschmälert. Vorderrand gerade. Hinterrand konkav. Flügel rauchbraun, ziemlich lang und schmal, die Spitzen gleichmässig gerundet. Adern braun, im Vorderflügel Medianraum mit 5-7, Cubitalraum mit 8-10 (9) Queradern. Beim ♀ von Tjibodas-Gedeh, Cubitus 1 im Hinterflügel am Ende gegabelt, bei den zwei anderen nicht. Beine hell-gelbbraun, Mittel- und Hinterfemora im distalen Drittel mit einem diffus dunklen Band: von den Tarsen nur das etzte Glied dunkler.

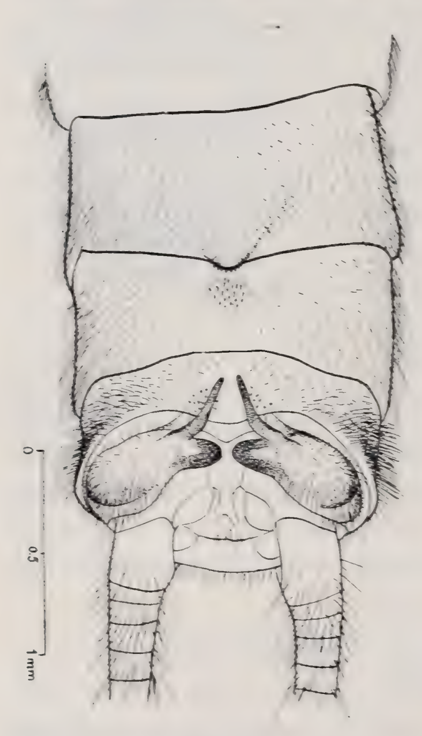


Fig. 3.
Nemura (Amphinemura) handschini n. sp., ♀, Java, Tjibodas. Hinterleibsende von unten.

Abdomen zart und weichhäutig, fein behaart. Die letzten zwei Segmente, die Valve und die Subgenitalplatte des 7. und 8. Segments stärker chitinisiert. Die Valve des 7. Segments wenig vorragend, rechteckig, die Vaginal- (Subgenital-) platte des 8. Segments zweiteilig, fast quadratisch, distal etwas konvergierend, der Hinterrand gerade, ungefähr über das basale Viertel des 9. Segments reichend. Zu beiden Seiten der Vaginalplatte eine kleine, scharf abgesetzte Nebenplatte. Subanalklappen klein, ziemlich breit, hinten gerade abgestutzt. Cerci klein, eingliedrig, zylindrisch, abstehend behaart, den Supraanallobus in der Länge nicht oder nur sehr wenig überragend. Supraanallobus kurz und stumpf, abstehend behaart.

Die *Amphinemura*-Arten sind bis jetzt nur aus dem Paläarktikum und Nearktikum, also nicht aus dem indo-malayischen

Gebiete bekannt geworden. Es sind Bewohner der Quellen und der kalten Bäche im Gebirge; die hier beschriebene Form dürfte wahrscheinlich als ein Vertreter der Hochgebirgsfauna Javas aufzufassen sein. Ich widme die Art dem Entdecker, meinem Lehrer Prof. Dr. Ed. HANDSCHIN in Basel, der besonders in seiner Heimat wesentlich zur Kenntnis der Hochgebirgsfauna beigetragen hat.

Fam. **PERLIDAE.**

Neoperla luteola Burm.

(Fig. 4.)

Perla luteola. BURMEISTER 1839, Handb. d. Entom., 2. Bd., p. 881.

Java, Idjen-Sempol 2000 m. Feb. 1931 2 ♂, 3 ♀; Buitenzorg Jan. 1931, 1 ♀.

Ziemlich grosse, graubraune, stark variable Art. Kopf und Thorax dorsal graubraun. Antennen gelbbraun, die Spitzen dunkler. Clypeus und Frons vor den Ozellen diffus dunkelbraun. Ozellen genähert, ihr Abstand etwa doppelt so gross als die Entfernung zwischen paarigem Ozellus und Fazettenauge, im Verhältnis 9: 20 (♀) oder 12: 25 (♂). Ozellen, besonders am Innenrande, von einer schwarzen Makel umgeben. Die Entfernung der Schwielen vom Fazettenaugenrande grösser als von den Ozellen. Pronotum breiter als lang, der Vorderrand so breit als der Kopf samt den Augen, gebogen, die Seiten gerade, nach hinten verschmälert, der Hinterrand gebogen. Flügel getrübt, etwas irisierend, die Adern braun, besonders C, Sc, und R gut entwickelt. Rs mit 3-4 Ästen (♀), oder 2 Ästen (♂), von denen der erste oft vor der Anastomose entspringt. Unregelmässigkeiten häufig, an einem Individuum die Flügelpaare oft verschieden. Discoidalzelle im Hinterflügel kurz, viel kürzer als ihr Stiel. Im Vorderflügel Medianraum mit 5-6 (♂), oder 5-7 (♀), im Cubitalraum mit 4-5 (♂), oder 4-6 (♀) Queradern; im Hinterflügel im Cubitalraum 4-5 Queradern. Cubitus im Vorderflügel mit 2-3, im Hinterflügel mit 1-2 akzessorischen Ästen.

Beine graugelblich, Femora distal an der Oberseite dunkler; Tibiae dunkel, aber nicht dunkler als die Femora, die Spitzen heller; von den Tarsen nur das letzte Glied dunkel. Abdomen

gelblich, das ♀ ohne Subgenitalplatte, der Hinterrand des 9. Segments nur ganz wenig ausgerandet. Cerci gelb, die Spitzen dunkler.

Die letzten drei Abdomensegmente des ♂ dunkler. Dorsal am Hinterrande des 7. Segments, in der Mitte, ein kleiner dreieckiger Fortsatz mit abgerundeter Spitze, die mit kleinen Zähnchen (Sinnesborsten) besetzt ist. In der Mitte des 8. Tergits eine kleine Erhebung, dicht mit feinen Borsten besetzt. Der Hinterrand des 9. Tergits bildet einen stumpfen Lobus, welcher an der Basis beiderseitig mit kurzen Borsten besetzt ist. Das 10. Tergit in zwei Lobi geschlitzt; diese sind lateral abgerundet und abstehend behaart, median stark chitinisiert und unbehaart. Der vordere Teil dieser Lobi in einen dünnen Fortsatz ausgezogen, welcher weit nach vorne bis über die distale Hälfte des 9. Tergits reicht. Der hintere Teil stumpf endigend, die Ränder gegen einander gerichtet.

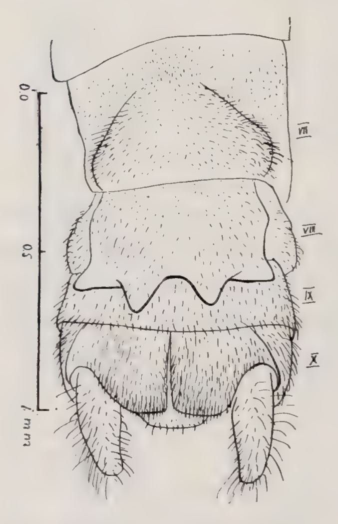


Fig. 4.
Neoperla luteola Burm., ♂, Java, Idjen-Sempol.
Hinterleibsende von oben.

Flügelspannung ♂ 28 mm, ♀ 35-37 mm, Vorderflügel ♂ 14 mm, ♀ 17-18 mm. Das ♀ von Buitenzorg gehört wahrscheinlich auch zu dieser Art, ist jedoch bedeutend kleiner als die Exemplare vom Idjengebirge, stimmt aber sonst mit diesen überein. Spannweite 29 mm, Vorderflügel 13.5 mm.

Von den *Neoperla*-Arten, welche Klapalek aus Java beschrieben hat, stimmt seine *pilosella* (1905, Mitt. Naturh. Mus. Hamb., XXII, p. 103, Fig. 1, ♂) am besten mit den vorliegenden Exemplaren überein. Sie ist jedoch mit *N. luteola* Burm. identisch, wie schon Enderlein (1909, Stett. entom. Zeit., p. 341) richtig betont hat. Inzwischen aber habe ich mich überzeugt, dass *pilosella* auch mit *rubens* Klap. gleichzustellen ist; daher scheint es mir nicht unmöglich, dass auch *mitis* Klap. und *fallax* Klap. (deren ♂ unbekannt sind) ebenfalls zu dieser variablen Art (*luteola* Burm.) gehören. Bei einer genauen Bestimmung der Arten dieser schwie-

rigen Gruppe ist eine sorgfältige Untersuchung des männlichen Genitalapparates an aufgeweichtem Material durchaus notwendig. Die Aufstellung neuer Arten nach weiblichen Exemplaren kann nur zu systematischer Verwirrung führen, wodurch die Wissenschaft nicht gefördert und die Arbeit der Spezialisten sehr erschwert wird.

Neoperla sp.

Java Buitenzorg, Nov. 1930 1 ♀, Oct. 1931 1 ♀.

Die beiden Exemplare gehören einer Art an, welche vielleicht mit *flaveola* Klap. (1909, Notes from the Leyden Mus., Vol. XXXII, p. 34-35, 1. fig.) identisch ist. Ohne das zugehörige Männchen bleibt die Bestimmung aber unsicher.

Spannweite 25-26 mm, Vorderflügel 12 mm.

Tome 44, n° 10. — Avril 1937.

Accoutumance aux hormones préhypophysaires et sérums protecteurs

par

Emile GUYÉNOT, E. HELD et A. MOSZKOWSKA

Avec les planches 3 à 7.

Exécuté et publié grâce à une subvention de la Donation Georges et Antoine Claraz.

Sommaire.

INTRODUCTION

Lorsqu'on traite, d'une façon prolongée, des animaux (souris, rats, cobayes, lapins) par des extraits préhypophysaires ou par du prolan, on constate que les réactions spécifiques déclenchées dans les organes (ovaires, thyroïdes) vont en s'émoussant, puis disparaissent, même si l'on continue le traitement hormonal. Les animaux sont devenus réfractaires.

Ces phénomènes d'*accoutumance* ont été observés parallèlement par plusieurs auteurs. C'est ainsi que Bourg (1931), effectuant des injections d'*urine de femme enceinte* sur la souris pendant 5, 10, 15, 20 et 30 jours, constata que la pseudo-lutéinisation thécale et interstitielle allait en régressant.

C'est à la même époque que L. Loeb et Friedman (1931), traitant des cobayes par des injections prolongées d'*extrait de préhypophyse*, notaient que les modifications dans l'ovaire et la glande thyroïde tendaient à régresser, par un phénomène d'adaptation complète ou partielle, variable suivant les animaux. L'année suivante, L. Loeb (1932) signalait à nouveau qu'après 7 à 10 semaines, l'hypertrophie des glandes thyroïdes, provoquée par un traitement préhypophysaire prolongé, finit par disparaître.

Dans son mémoire fondamental sur les propriétés de l'hormone gonadotrope, Aron (1933) relate avec précision le fait que les injections répétées d'extrait préhypophysaire n'ont pas sur l'ovaire un effet cumulatif; les organes finissent par acquérir une structure qui ne diffère que peu de l'état normal. Il y a donc une « sorte d'accoutumance » accompagnée de « restauration du cycle folliculaire ».

Ces phénomènes d'accoutumance ont été également observés par Guyénot, Ponse, Dottrens, Vallette et Trolliet (1933) sur le cobaye: « Les traitements prolongés pendant plus d'un mois, disent les auteurs, permettent de constater que l'effet des extraits alcalins sur l'ovaire et sur la glande thyroïde n'est pas indéfini. La transformation massive des follicules ovariens en faux corps jaunes entraîne d'abord la suppression du cycle œstral pendant une durée d'un mois environ. Cependant, passé ce délai, *on voit le rut*

réapparaitre, même si on continue le traitement, ce qui laisse supposer que l'ovaire ne réagit plus de la même manière à la substance crinogène. En effet, l'examen des femelles ayant subi des traitements prolongés montre que les ovaires sont redevenus presque normaux (diminution de l'hypertrophie thécale, follicules moyens normaux, corps jaunes) avec cependant des restes des faux corps jaunes et une tendance à la formation de kystes multiples. Parallèlement, la thyroïde a repris sa structure normale: cellules en activité réduite et vésicules encore grandes, mais remplies de colloïde chromophile. L'organisme finit donc par ne plus réagir à la substance crinogène et thyréostimulante ».

De leur côté, COLLIP [1] (1932), MC PHAIL (1933) constatèrent que si l'on traite, de façon prolongée, des rates par des extraits d'urine de femmes enceintes, l'augmentation de poids des ovaires disparaît à la longue. SELYE, COLLIP et THOMSON (1934) notèrent qu'après 4 mois d'injection de cet extrait, le poids des ovaires redevient normal et peut même être plus petit que chez les témoins. A ce moment, l'injection de 200 unités rat par jour n'a plus d'effet lutéinisant. SELYE, COLLIP et THOMSON (1934 *b*) observèrent, de même, que des femelles immatures de rat, traitées pendant 68 jours par des implantations d'hypophyses de la même espèce, ont, à la fin de l'expérience, des ovaires dont le poids est normal ou inférieur à celui des glandes des témoins.

On doit aux mêmes auteurs la constatation de la spécificité de l'accoutumance. Si les rates devenues réfractaires aux implantations d'hypophyses de rat sont traitées par des injections d'extrait d'urine de femme enceinte, leurs ovaires répondent en augmentant de poids comme ceux des animaux neufs. Inversement, SELYE, COLLIP et THOMSON (1934 *b*), injectant à des rates accoutumées à l'urine de gravidité, un extrait aqueux ammoniacal d'hypophyse antérieure de porc, constatent que les ovaires sont très hypertrophiés et renferment de nombreux corps jaunes comme cela aurait été le cas pour des animaux n'ayant subi aucun traitement préalable. L'accoutumance à l'urine de femme enceinte ne protège donc pas contre l'action des hormones préhypophysaires et réciproquement.

En ce qui concerne le *mécanisme de l'accoutumance*, on peut penser, soit à une modification locale des organes eux-mêmes, soit

[1] Cité d'après SELYE, COLLIP et THOMSON (1934, *a*).

à une réaction générale ayant son siège dans le milieu intérieur et plus ou moins comparable à un phénomène d'immunité. ARON penchait vers la première opinion lorsqu'il supposait que l'accoutumance représente « un processus d'adaptation qui traduit la mise en jeu de conditions vraisemblablement propres à l'ovaire même ».

Pour essayer de choisir entre ces deux points de vue, GUYÉNOT et ses collaborateurs ont fait plusieurs essais déjà anciens et restés inédits, mais dont nous dirons ici quelques mots. D'une part, GUYÉNOT, PONSE et DOTTRENS ont injecté à des femelles neuves du sérum d'animaux accoutumés et des extraits préhypophysaires. Les résultats furent peu nets et, pour cette raison, ne furent pas publiés. Nous nous rendons compte aujourd'hui que les doses de sérum avaient été insuffisantes, eu égard aux quantités relativement énormes d'hormones préhypophysaires utilisées. D'autre part, GUYÉNOT et PONSE attaquèrent le problème d'une autre manière. Par des injections effectuées tous les deux jours, ils accoutumèrent, à un extrait préhypophysaire, des femelles entières ou castrées, et des mâles de cobaye. La réapparition des ruts chez les femelles normales fut le signal de l'accoutumance. A ce moment, ces femelles furent castrées et, dans le rein de tous les animaux, on implanta des ovaires provenant d'animaux neufs. Le retour des ruts chez les femelles indiqua la reprise des greffons. A ce moment, les animaux furent soumis à un traitement préhypophysaire pendant 6 jours, puis sacrifiés. Les témoins montrèrent que la dose était suffisante pour entraîner la lutéinisation massive des ovaires (faux corps jaunes, hypertrophie thécale et interstitielle, pseudo-corps jaunes ou corps jaunes dans les follicules proches de la maturité). Les greffons intrarénaux furent prélevés, fixés et étudiés histologiquement. Au grand désappointement des auteurs, ils montrèrent un état extraordinaire d'atrésie et de dégénérescence. Cependant, il fut possible de retrouver dans la plupart d'entre eux quelques follicules encore bien conservés et *qui ne montraient pas trace d'hypertrophie thécale ni de transformation en faux corps jaunes.*

Cette expérience établissait nettement que le milieu intérieur des animaux récemment accoutumés constitue une barrière protectrice vis-à-vis des hormones précédemment utilisées. Cependant, par prudence, ces résultats ne furent pas publiés. Les recherches au moyen des sérums furent alors reprises sur une plus grande échelle. Ce sont ces expériences, dont nous avons déjà brièvement parlé (GUYÉNOT,

Held et Moszkowska, 1936), que nous relatons dans le présent mémoire. Nous ajouterons qu'elles ont été poursuivies alors que nous ignorions encore les brillantes recherches des biologistes canadiens sur le même sujet. Nous ne signalons cette circonstance que parce qu'elle nous paraît de nature à donner plus de valeur à la confirmation que nous apportons de leurs résultats.

En effet, dès 1934, Collip se demandait si l'accoutumance n'était pas due à la présence de substances inhibitrices dans le sang des animaux traités. Selye, Bachman et Thomson (1934) accoutumèrent des rates à un extrait d'urine de femme enceinte (A.P.L. = anti-pituitary like), avec lequel ils ont fait la presque totalité de leurs expériences. A des femelles neuves, ils injectèrent simultanément du sérum de femelles accoutumées et de l'extrait APL. Contrairement à ce qui se passe dans le cas des animaux neufs, il n'y eut pas formation de corps jaunes et pas de rut dans 4 animaux sur 5. Le sérum avait donc une valeur protectrice.

Twombly et Ferguson (1934) ont repris cette recherche en utilisant le prolan, préparé à partir de l'urine de malades atteints de tératomes testiculaires, ou un extrait commercial d'urine de femme enceinte, la follutéine. Des lapines furent traitées par les deux sortes de produits et saignées après accoutumance. Leurs sérums furent essayés sur des souris. Le sérum anti-urine de tératome protégea contre les effets lutéinisants de cette urine et aussi contre la follutéine. Réciproquement, les sérums anti-follutéine protégèrent les souris contre l'action de cet extrait et aussi contre celle de l'urine de tératome. Il y eut donc protection croisée vis-à-vis des deux extraits urinaires.

Les recherches de Bachman, Collip, Selye (1934), effectuées également sur la lapine, montrèrent que l'on peut obtenir des sérums protecteurs vis-à-vis de l'extrait d'urine de femme enceinte (APL) en s'adressant, soit à des femelles entières, soit à des femelles castrées, soit enfin à des mâles. Le sérum reste protecteur pendant plusieurs jours après la cessation du traitement, mais ne l'est plus au bout de deux mois. Cependant, il suffit à ce moment de quelques injections nouvelles pour le faire réapparaître.

En ce qui concerne l'accoutumance à l'hormone thyréotrope, Collip (1934) montra que le sérum des animaux réfractaires protège les individus neufs contre l'hormone thyréostimulante de l'hypophyse. Anderson et Collip (1934) ont même pu préparer un cheval

et le rendre anti-thyréotrope. Ces résultats ont été confirmés par SCOWEN et SPENCE (1936) et par nous-mêmes. Comme nous le montrerons plus loin, la réaction anti-thyréotrope, chez le cobaye, s'obtient beaucoup plus rapidement et plus régulièrement que la réaction anti-crinogène.

Nous croyons avoir été les premiers à signaler (GUYÉNOT, HELD et MOSZKOWSKA, 1936) l'absence d'accoutumance et de propriété protectrice des sérums chez les animaux traités par l'extrait, à action auxogène pure, de l'urine d'une femme ovariotomisée.

* * *

Diverses actions anti-hormonales ont été signalées qui n'ont probablement que peu de relations avec le phénomène d'accoutumance. C'est ainsi que des effets antithyréotropes ont été observés par EITEL et LOESER (1934) et par HEROLD (1934) au moyen de la substance antithyréoïde qui se trouve normalement dans la plupart des sérums, spécialement dans celui du mouton, et que BLUM (1933) avait appelée catéchine. ANSELMINO et HOFFMANN (1933) ont montré que cette substance, qui protège contre les effets (élévation du métabolisme basal, métamorphose des têtards, etc.) de l'hormone thyroïdienne, est de nature lipoïdique et peut être extraite des sérums par l'éther ou l'acétone.

LOESER (1934) a, d'autre part, montré que l'action de l'hormone thyréotrope est inhibée par la thyroxine ainsi que par d'autres combinaisons iodées, la diiodothyrosine, par exemple. Par contre, les combinaisons dépourvues d'iode, telles que la tyramine, la tyrosine, la thyronine, n'exercent aucune action.

De leur côté, MARINE, BAUMANN et ROSEN (1934) ont constaté que l'effet de l'hormone thyréotrope est fortement atténué quand on soumet les animaux à l'ingestion d'acide ascorbique. Inversement, les cobayes, en carence de vitamine C, réagissent d'une façon particulièrement forte aux injections d'extraits pituitaires thyréotropes.

Rappelons enfin que, d'après ENGEL (1934), l'extrait alcalin d'épiphyse inhibe l'action gonadotrope préhypophysaire.

Ce sont là des données intéressantes, mais qui paraissent ne pas avoir de rapport direct avec les phénomènes d'accoutumance.

CHAPITRE I.

ACCOUTUMANCE AUX HORMONES PRÉHYPOPHYSAIRES CRINOGÈNE ET THYRÉOTROPE.

L'un de nous a signalé, à plusieurs reprises, les phénomènes d'accoutumance qu'il a observés, dès 1932, au cours de ses expériences. Nous rappellerons d'abord brièvement en quoi consiste l'action des hormones crinogène et thyréotrope[1].

Actions crinogène et thyréotrope.

Lorsque des femelles de cobaye sont traitées par un extrait alcalin de préhypophyse, par le même extrait purifié au moyen d'une précipitation par 4 volumes d'alcool à 92°, ou enfin par un extrait de poudre acétonique d'hypophyses antérieures, on observe, entre autres, les actions suivantes:

1° Une transformation *crinogène* de l'ovaire. Les follicules secondaires et tertiaires présentent d'abord une hypertrophie des cellules de la thèque interne. Cette modification est bientôt suivie de la dégénérescence atrétique de la granuleuse et de l'ovocyte. Le contenu du follicule disparaît; celui-ci n'est plus alors constitué que par sa paroi thécale hypertrophiée. La cavité folliculaire s'atténue progressivement; ainsi se constituent les *faux corps jaunes.* Finalement, ceux-ci, devenus pleins, sont découpés par le tissu conjonctif en plages et cordons de tissu interstitiel à cellules volumineuses. La même hypertrophie frappe les cellules du tissu interstitiel formé avant le traitement et qui est aussi d'origine thécale.

Les extraits exercent donc une *action spécifique sur les cellules thécales*, qu'elles fassent encore partie des follicules ou qu'elles aient déjà évolué en tissu interstitiel. Cependant, lorsque les follicules sont proches de la maturité, la granuleuse, au lieu de dégénérer, s'hypertrophie à son tour. Il y a alors formation de *corps jaunes* vrais, dont la plupart sont cependant prématurés, en ce sens qu'ils renferment encore l'ovocyte à leur intérieur, l'ovulation ne s'étant pas produite. Quand la thèque est encore reconnaissable et se

[1] Voir Guyénot, Ponse et Dottrens. Arch. Anat. Hist. Embryol. 1935.

montre elle-même hypertrophiée, on assiste à la production de *pseudo-corps jaunes* ou méroxanthosomes. Ceux-ci sont creux, parfois kystiques et renferment l'ovocyte plus ou moins dégénéré.

Finalement, l'ovaire ne contient plus aucun follicule secondaire ou tertiaire intact. Il n'est formé que par une masse compacte de faux corps jaunes et de corps jaunes (hépatisation).

Corrélativement, l'ovaire cesse de décharger de la folliculine dans le sang. Les cycles œstraux sont suspendus pendant une période prolongée. Le principe crinogène est en même temps inhibiteur du rut.

2° Sur la glande thyroïde, les extraits exercent une action stimulatrice ou *thyréotrope.* Celle-ci entraîne une augmentation considérable du poids de l'organe. Normalement, les glandes thyroïdes du cobaye ont un poids relatif de 10 à 12 mg. pour 100 gr. de poids du corps de l'animal. Nous exprimerons conventionnellement ce rapport de 0,010 gr. pour 100 gr. en parlant d'un poids relatif de 10‰. Après traitement, ce poids s'élève à 25, 30, 50 et même 75 mg. pour 100 gr. de poids du corps.

Les cellules épithéliales des vésicules thyroïdiennes, qui sont très aplaties dans la glande au repos, deviennent cubiques, puis cylindriques. Dans la colloïde jusqu'alors homogène apparaissent des vacuoles qui sont l'indice d'un début de résorption. Ces phénomènes vont en s'accentuant. Finalement, l'épithélium est extrêmement élevé, souvent bourgeonnant ; les vésicules considérablement agrandies sont dépourvues de colloïde, la résorption étant achevée, et remplies, à la place, d'un liquide chromophobe. L'aspect rappelle de très près les images observées dans la maladie de Basedow.

Parallèlement, le métabolisme basal est accru par la décharge dans le milieu intérieur de l'hormone thyroïdienne; les animaux, non seulement n'augmentent plus de poids, mais subissent un amaigrissement qui est, dans certains cas, considérable.

Accoutumance. — Cependant ces transformations des ovaires et de la glande thyroïde ne persistent pas indéfiniment, *même si l'on continue* à administrer régulièrement de fortes doses d'extrait. En ce qui concerne l'ovaire, cette accoutumance est révélée par la réapparition des cycles œstraux. L'étude histologique des gonades montre que la transformation crinogène a disparu; il y a retour à l'évolution normale de nouveaux follicules provenant des follicules primordiaux que l'atrésie n'a pas atteints.

Du côté de la glande thyroïde, le signal de l'accoutumance est la cessation de l'amaigrissement et la reprise de l'augmentation de poids de l'animal. Les glandes gardent un poids relatif plus élevé que normalement, mais l'épithélium est redevenu pavimenteux et les vésicules sont à nouveau remplies d'une colloïde homogène et bien colorable.

A. Technique.

Extraits préhypophysaires. — Les femelles de la première série ont été traitées, soit par un extrait alcalin brut, soit par un extrait purifié. Les femelles de la seconde série ont reçu exclusivement ce dernier extrait.

Extrait alcalin. — Les lobes antérieurs de glandes pituitaires de bœuf (taureau, bœuf, vache) lavées à l'alcool, sont recueillis, pesés, broyés au sable aseptiquement, puis additionnés d'un poids égal de soude décinormale. Après 18 à 24 heures de contact à la glacière, le produit très visqueux est neutralisé puis soumis à la centrifugation. On obtient un liquide trouble, rougeâtre, qui est conservé, sans addition d'aucun antiseptique, à la glacière.

Extrait purifié. — Le liquide, préparé comme précédemment, est additionné de 4 volumes d'alcool à 92°. Il se forme un volumineux précipité. Après quelques heures de repos, ce précipité est séparé par centrifugation, remis en suspension dans l'alcool à 80°, centrifugé, agité avec de l'éther, centrifugé. Le précipité, ainsi lavé, après un court passage à l'étuve à 25° pour activer l'évaporation des dernières traces d'éther, est repris par l'eau physiologique stérile (1 cm^3 pour 1 gr. de glande fraîche). On laisse en contact pendant 2 à 3 heures à la température ordinaire, puis 12 heures à la glacière. On centrifuge une dernière fois : le liquide clair, à peine jaunâtre, que l'on obtient constitue l'extrait que l'on conserve à la glacière.

Traitement. — Les animaux de la seconde série ont reçu régulièrement, tous les deux jours, en injection sous-cutanée, une dose de 2 centimètres cubes. Chaque fois, ils sont pesés. La saignée totale n'a lieu qu'après la constatation d'un ou de plusieurs ruts indiquant que l'accoutumance est réalisée.

Dans la première série, les traitements ont été plus irréguliers. En définitive, nous avons constaté que des injections quotidiennes

pendant environ huit jours, séparées par des périodes variables de repos, conduisaient aussi régulièrement à l'accoutumance.

Examen des organes. — Contrairement à ce qu'ont fait la plupart des auteurs, nous ne nous sommes pas contentés de peser les ovaires et de noter s'ils présentaient des corps jaunes visibles extérieurement. Cette méthode est éminemment défectueuse. L'augmentation pondérale traduit généralement un effet auxogène, c'est-à-dire de croissance folliculaire. C'est ce que l'on obtient sur femelles immatures par l'emploi de l'UFO ou par implantation d'hypophyses de mouton. Très souvent, il s'agit d'une action mixte, auxogène et crinogène; c'est ce que donne l'UFE [1]; de même l'UFO sur femelles adultes. Parfois, une lutéinisation générale des ovaires, traduisant une action crinogène pure, peut s'accompagner d'accroissement de poids si les glandes contenaient déjà de gros follicules qui se transforment en corps jaunes.

Pour éviter de multiples erreurs d'interprétation, les ovaires de tous les animaux ont été fixés, coupés et examinés, ainsi que les thyroïdes, les surrénales, l'utérus et le vagin.

B. Moment de l'accoutumance.

Le tableau suivant résume les principales données des expériences: poids des animaux, durée du traitement, quantité d'extrait reçue exprimée en poids d'hypophyse fraîche, apparition du premier rut au cours du traitement, jour de la saignée et de l'autopsie.

Première série.

N°	Poids initial et final	Durée du traitement	Dose totale	Premier rut	Saignée et autopsie
335	207-403 gr.	45 jours	34 gr.	25e jour	—
223	280-350 »	29 »	69 »	36 »	—
234	280-400 »	23 »	58 »	36 »	—
215	280-380 »	41 »	78 »	48 »	—
196	300-400 »	55 »	34 »	49 »	—
594	310-455 »	40 »	38 »	38 »	—
593	317-441 »	42 »	38 »	35 »	—
523	343-413 »	18 »	22 »	18 »	—
605	570-532 »	40 »	40 »	38 »	—
176	700-620 »	25 »	24 »	29 »	—
224	860-720 »	17 »	25 »	27 »	—

[1] UFO = urine de femme ovariotomisée; UFE = urine de femme enceinte.

Deuxième série.

N°	Poids initial et final	Durée du traitement	Dose totale	Premier rut	Saignée et autopsie
664	162-312 gr.	55 jours	48 gr.	36e jour	56e jour
665	162-331 »	55 »	50 »	44 »	57 »
666	162-365 »	55 »	50 »	46 »	59 »
652	207-325 »	38 »	38 »	37 »	41 »
655	227-265 »	35 »	38 »	35 »	40 »
679	205-340 »	50 »	42 »	50 »	50 »
680	310-340 »	49 »	44 »	34 »	50 »
678	320-460 »	42 »	46 »	21 »	48 »
792	390-440 »	65 »	53 »	28 »	65 »
750	430-540 »	83 »	68 »	72 »	84 »
752	470-465 »	57 »	52 »	20 »	63 »
697	502-525 »	49 »	43 »	36 »	50 »
751	570-520 »	57 »	52 »	21 »	62 »
698	625-595 »	49 »	43 »	42 »	50 »
699	630-650 »	49 »	43 »	42 »	50 »
934	338-626 »	85 »	61 »	70 »	98 »

Il résulte de l'ensemble de ces données que, pour 26 femelles traitées, le rut s'est produit entre le 18me et le 72me jour, en moyenne au bout de 36 jours. Il est à remarquer que les retours de cycles les plus rapides, après 18, 20, 21 et 25 jours se sont produits chez des animaux de race albinos. Il y a là une indication intéressante en ce qui concerne l'influence de la constitution génétique sur la capacité réactionnelle des individus.

Il faut tenir compte du fait qu'il s'écoule un certain temps entre le moment où l'ovaire redevenu normal décharge une quantité suffisante de folliculine et celui où le vagin est capable de répondre spécifiquement à cette action hormonale. En nous basant sur le temps de latence observé chez les femelles castrées, traitées à la folliculine, il semble qu'il faille compter au moins trois à quatre jours. En chiffres ronds, on peut conclure que c'est au bout de 30 à 32 jours que l'accoutumance ovarienne est réalisée.

L'accoutumance à l'hormone thyréotrope est beaucoup plus rapide. Nous relaterons plus loin des faits montrant qu'elle est déjà effective au bout de 18 à 20 jours.

C. Etat des ovaires des femelles accoutumées.

Nous ne ferons état ici que des femelles de la seconde série qui ont été saignées et autopsiées peu après la réalisation de l'état

d'accoutumance. Les faits montrent qu'il faut considérer deux groupes selon qu'il s'agit de femelles jeunes de moins de 500 gr. ou de femelles plus âgées.

Femelles jeunes.

N° 664. — Le premier rut a eu lieu le 36me jour. Un deuxième rut se produit le 55me jour, la veille de l'autopsie. Le sovaires présentent de gros follicules à thèque normale. Le tissu interstitiel est encore très abondant. Il n'y a pas de corps jaunes, même en dégénérescence, bien qu'un rut ait eu lieu 20 jours auparavant. L'aspect, en raison du nombre anormalement élevé des gros follicules, rappelle ce que l'on observe après un traitement auxogène. Le vagin est en œstre.

N° 665. — Le premier rut a eu lieu le 44me jour. A l'autopsie, le 57me jour, l'un des ovaires présente deux gros corps jaunes (pl. 4, fig. 10). Il n'y a plus aucune trace de la réaction crinogène. Au contraire, on est frappé par le nombre anormalement élevé des gros follicules, comme après un traitement auxogène. Le vagin est au début du proœstre. Un deuxième rut se serait donc produit à brève échéance.

N° 666. — Le premier rut a eu lieu le 46me jour et l'autopsie le 59me. Un deuxième rut s'est produit deux jours plus tôt. Les ovaires présentent un nombre anormalement grand de gros follicules comme après un traitement auxogène. Il y a un corps jaune et des méroxanthosomes. Le vagin montre le début du métœstre.

N° 652. — Le premier rut s'est produit au bout de 37 jours. L'animal est autopsié le lendemain. Les ovaires ne présentent aucun corps jaune, ce qui n'est pas étonnant puisque le premier rut commence seulement. Certains follicules ont des thèques encore un peu grosses, souvenir de la réaction crinogène. On est également frappé par le nombre des gros follicules (pl. 3, fig. 2) qui fait penser à une action auxogène. Le vagin est en proœstre avancé.

N° 655. — Le rut de retour s'est produit le 35me jour. L'autopsie a lieu le 40me jour. Il n'y a plus rien qui rappelle la réaction crinogène. On note de nombreux follicules, proches de la maturité comme après un traitement auxogène (pl. 3, fig. 1). Il y a un seul corps jaune. Le vagin est en plein œstre.

N° 678. — Dans cette femelle albinos, le premier rut a eu lieu le 21me jour; deux autres ruts se sont produits les 32me et 45me jours. Malgré l'existence de ces trois ruts remontant à 3,16 et 27 jours, les ovaires ne renferment *aucun corps jaune* récent ou ancien. Par contre, ils sont remplis de gros follicules comme après un traitement auxogène. Le vagin est en œstre.

N° 679. — Le premier rut a eu lieu le 50me jour. L'animal est autopsié le jour même de l'ouverture vaginale. Les ovaires ne renferment pas de corps jaunes, ce qui n'est pas étonnant, puisqu'il ne s'est pas produit de cycles depuis longtemps. Par contre, ils présentent un nombre anormalement élevé de gros follicules (pl. 3, fig. 4) comme après un traitement auxogène. Le vagin est au début de la desquamation cornée.

N° 680. — Le premier rut s'est produit le 34me jour; un second a eu lieu le 45me jour, 5 jours avant l'autopsie. Cependant, malgré ces deux ruts, les ovaires ne renferment pas trace de corps jaunes récents ou anciens. Il y a, par contre, un nombre élevé de gros follicules comme après un traitement auxogène (pl. 3, fig. 3). Le vagin est en plein œstre.

N° 792. — Un premier rut a lieu au bout de 28 jours. Les ovaires présentent encore des follicules à thèque épaissie. Certains sont gros et très gros; leur nombre est supérieur à la normale. Il y a un corps jaune kystique et des restes d'anciens corps jaunes datant vraisemblablement du premier rut. Le vagin est en proœstre.

En résumé, chez 8 femelles n'ayant pas dépassé 320 gr. au début de l'expérience et 460 à l'autopsie, on observe un état qui rappelle, d'une façon frappante, les effets d'un traitement auxogène, tel que celui réalisé par des implantations d'hypophyses ou des injections d'urine de femme ovariotomisée. La caractéristique en est le nombre anormalement élevé des gros follicules, proches de la maturité. Seul l'animal 792, qui pèse d'ailleurs de 390 à 440 gr., fait exception.

En ce qui concerne les corps jaunes, dans deux cas (nos 652 et 679), il ne peut en être question, puisque l'autopsie a eu lieu le jour même ou le lendemain de l'ouverture vaginale. Les autres cas se répartissent en deux catégories.

Dans les femelles 665, 666, 655 et 792, on note la présence de 2, 1, 1 et 1 corps jaunes. La présence d'un unique corps jaune dans l'ensemble des deux ovaires est tout à fait exceptionnelle.

Par contre, dans le cas des femelles 664, 678 et 680, il n'y a aucun corps jaune. Or cette absence de lutéinisation s'observe précisément dans des individus qui ont présenté plusieurs ruts au cours du traitement, c'est-à-dire où l'accoutumance était manifestement la plus complète. En effet, la femelle 664 a eu deux ruts, les 36me et 55me jours. La femelle 678 en a eu trois, les 21me, 32me et 45me jours. Enfin la femelle 680 a eu deux cycles, les 34me et 45me jours. Cette absence extraordinaire de lutéinisation témoigne, semble-t-il, soit d'un état remarquable de résistance vis-à-vis du principe crinogène, soit d'une diminution de l'hormone lutéinisante sécrétée normalement par la propre hypophyse des animaux.

Femelles plus âgées.

N° 750. — Cette femelle presque entièrement réfractaire n'a présenté un rut qu'au bout de 72 jours. Les ovaires, examinés 12 jours plus tard, renferment quelques gros follicules dont les thèques sont encore assez épaisses. Il y a des corps jaunes. Le vagin est en proœstre avancé, ce qui indique qu'un second rut se serait produit prochainement.

N° 752. — Bien que cette femelle ait eu déjà trois ruts depuis le début du traitement, les 20me, 35me et 50me jour, les ovaires prélevés le 63me jour ne présentent qu'un seul corps jaune. Ils ne renferment d'ailleurs que quelques follicules dont aucun n'est proche de la maturité; ils sont compacts et sclérosés. Le vagin est à la fin du métœstre.

N° 697. — Cette femelle, pesant 502 gr. au début de l'expérience, a eu un premier rut le 36me jour, 15 jours avant l'autopsie. Les ovaires (pl. 3, fig. 5) présentent un stroma abondant, pauvre en follicules; il y a de gros kystes du *rete ovarii* et beaucoup de tissu interstitiel, témoin de l'action atrésiante exercée par le traitement. Il existe des corps jaunes vrais. Çà et là, les thèques se montrent encore épaissies. Rien ne fait songer à une action auxogène.

N° 751. — Cette femelle de 570 gr. a eu deux ruts au bout de 21 et 46 jours. Les ovaires, prélevés 16 jours après le début du dernier rut, sont très atrésiés; ils présentent des restes de corps jaunes ainsi que de gros follicules dont certains très proches de la maturité. Le vagin est d'ailleurs en proœstre.

N° 698. — Cette femelle, du poids de 625 gr. au début, a eu un premier rut le 42me jour, 8 jours avant l'autopsie. Les ovaires sont compacts et polykystiques. Il n'y a que peu de follicules et on note des corps jaunes récents. Rien ne rappelle une action auxogène.

N° 699. — Cette femelle, pesant 610 à 650 gr., a eu un premier rut au bout de 42 jours, 8 jours avant l'autopsie. Les ovaires présentent quelques gros follicules dont certains ont encore une thèque épaissie; il y a des corps jaunes récents (pl. 3, fig. 6).

En résumé, dans ces femelles plus âgées, on ne retrouve pas cette poussée de nombreux gros follicules qui évoque, chez les animaux plus jeunes, un effet auxogène. De plus, il y a régulièrement, après le rut, formation de corps jaunes. On observe aussi fréquemment des reliquats de l'action crinogène des extraits: thèques encore hypertrophiées autour des follicules; abondance de tissu interstitiel résultant de l'atrésie provoquée par le traitement.

Il semble qu'avec l'âge les ovaires ne récupèrent que plus difficilement leur structure primitive et que l'accoutumance devienne moins complète.

Conclusions. — Les ovaires des femelles accoutumées ne présentent plus, malgré la prolongation du traitement, les transformations caractéristiques de l'action crinogène des extraits. Cependant, spécialement chez les femelles âgées, on note encore un certain degré d'hypertrophie des thèques ou du tissu interstitiel qui constitue un reliquat de l'action crinogène précédemment induite.

Chez les jeunes femelles, on observe, d'autre part, la présence, dans les ovaires, d'un nombre anormalement grand de gros follicules proches de la maturité. Il y a là un aspect qui rappelle celui des organes après un traitement auxogène. Tout se passe comme si l'accoutumance vis-à-vis du crinogène s'accompagnait d'une production exagérée, par l'hypophyse de l'animal, de l'hormone auxogène ou de maturité folliculaire. Cette disposition ne se retrouve pas dans les femelles plus âgées, mais il est possible que cela soit dû à l'état d'épuisement des ovaires, fortement éprouvés par l'atrésie causée par le traitement et dont les réserves en follicules jeunes sont désormais très limitées.

La question de la *formation des corps jaunes* est complexe. Nous avons vu qu'il s'en produit, après le rut, dans toutes les femelles accoutumées et âgées. En ce qui concerne les jeunes femelles, les unes, qui n'ont présenté qu'un rut au cours du traitement, n'en

ont formé qu'un nombre inférieur à la normale; deux dans un cas, un seul dans les autres. Une seconde catégorie de femelles jeunes, malgré l'apparition de plusieurs cycles au cours du traitement, n'offrent, dans leurs ovaires, aucune trace de corps jaunes anciens ou récents.

On peut interpréter ces résultats contradictoires de deux façons différentes.

1° On pourrait penser qu'il existe deux hormones dissemblables confondues généralement sous le nom d'hormone crinogène ou hormone de lutéinisation. D'une part, une hormone lutéinisante vraie, n'agissant que sur les follicules mûrs ou proches de la maturité et qui provoquerait l'hypertrophie des cellules de la granuleuse: elle conditionnerait la formation des corps jaunes. D'autre part, une hormone de pseudo-lutéinisation qui frapperait électivement les cellules thécales et produirait l'hypertrophie des thèques des follicules moyens, celle des éléments des faux corps jaunes et du tissu interstitiel qui sont d'origine thécale. Dans cette hypothèse, les animaux s'accoutumeraient vis-à-vis de l'hormone thécophile, non à l'égard de l'hormone de lutéinisation vraie, ou du moins d'une façon moins complète.

Cependant cette hypothèse d'une dualité d'hormones crinogènes paraît difficilement soutenable. Guyénot, Ponse et Dottrens (1935) ont montré que si la dose d'extrait crinogène est faible, le seul signe de son activité est la formation de corps jaunes, s'il y a des follicules proches de la maturité. Les mêmes auteurs ont signalé un certain antagonisme entre la production de corps jaunes et les autres manifestations de l'effet crinogène, comme si les granuleuses des follicules mûrs fixaient plus électivement le principe crinogène. Les corps jaunes déjà constitués agissent de la même façon et protègent le reste de l'ovaire contre la réaction thécophile. Tout cela parle en faveur d'une unicité hormonale.

Les très intéressantes expériences de Bärtschi et Ponse (1934) semblent aussi indiquer l'existence d'un seul principe responsable de la lutéinisation fausse et vraie. Il se trouve que quand des ovaires sont greffés dans le rein des cobayes *mâles*, les follicules mûrissent en abondance, mais ne se transforment jamais en corps jaunes. On peut en conclure que l'hypophyse des mâles sécrète l'hormone auxogène ou de maturité folliculaire mais non celle de lutéinisation. Si à de tels mâles porteurs de greffes ovariennes on injecte un extrait préhypophysaire à action crinogène, tous les follicules proches de la maturité se transforment aussitôt en corps jaunes.

2° Si l'on admet l'existence d'une seule hormone lutéinisante, la présence de corps jaunes, en petit nombre, chez la plupart des femelles accoutumées — alors que les thèques ne réagissent plus, même à des doses fortes d'extrait — peut se comprendre à la lumière d'une autre hypothèse. L'animal serait protégé contre l'hormone crinogène étrangère, extraite du bœuf, mais non contre l'hormone crinogène que sa propre hypophyse sécrète à doses physiologiques.

Il en est certainement de même en ce qui concerne l'hormone auxogène. On sait (Guyénot, Ponse et Dottrens, 1933, 1935) que les extraits utilisés renferment, en effet, non seulement l'hormone crinogène, mais aussi l'hormone auxogène dont l'action est masquée par celle de la première. Nous ne savons pas encore si le traitement accoutume les animaux vis-à-vis de cette hormone auxogène étrangère. Ce qui est certain, par contre, c'est qu'il ne les protège pas contre l'hormone auxogène de leur propre hypophyse. L'aspect présenté par les ovaires des jeunes femelles accoutumées le montre surabondamment. L'activité auxogène propre des sérums des animaux accoutumés en est une autre preuve.

Le *traitement prolongé* paraît avoir pour effet d'*exalter la sécrétion d'hormone auxogène par l'hypophyse de l'animal et de déprimer plus ou moins complètement la production d'hormone crinogène*, comme le montrent l'absence de corps jaunes ou leur réduction de nombre.

D. Etat des thyroïdes des femelles accoutumées.

Nous serons très brefs sur ce point, l'étude fine des transformations histologiques des glandes thyroïdes étant actuellement poursuivie par Mlle Ponse et M. Altschüler.

Au point de vue du poids relatif, les glandes, même parfaitement accoutumées, restent toujours un peu plus lourdes que celles des témoins. C'est ainsi que, pour les femelles de la deuxième série, le poids moyen relatif a été de 16% avec fluctuations de 11% à 23%. Encore faut-il noter que ces femelles avaient été saignées à blanc avant d'être autopsiées, ce qui abaisse le poids des organes d'environ 10%. En chiffres ronds, les thyroïdes des femelles accoutumées pèsent 18%.

Au point de vue histologique, elles présentent des vésicules grosses, remplies d'une colloïde homogène, limitées par un épithélium pavimenteux. C'est dire qu'elles présentent les caractères de la glande à l'état d'inactivité.

CHAPITRE II

ACTION AUXOGÈNE DES SÉRUMS D'ANIMAUX ACCOUTUMÉS.

Nous avons été frappés par le fait que, chez toutes les jeunes femelles accoutumées aux extraits crinogènes, les ovaires renferment un nombre inusité de gros follicules. Cet aspect rappelle tout à fait celui que l'on observe après des traitements par les hormones auxogènes ou de maturité folliculaire, qu'il s'agisse d'extraits pré-hypophysaires ou d'urine de femme ovariotomisée. Cette action auxogène a été longuement étudiée dans d'autres publications [1].

Nous avons ainsi été conduits à nous demander si le sérum des animaux accoutumés était, par lui-même, capable d'exercer sur les ovaires de jeunes femelles immatures une action stimulant la croissance des follicules et, par voie de conséquence, de provoquer la puberté précoce.

Les essais ont été effectués avec du sérum de femelles accoutumées, de mâles accoutumés et de femelles et mâles témoins.

1° *Sérum de femelle accoutumée.* — Le sérum provient de la femelle 792, traitée pendant 65 jours. Une jeune femelle, n° 826, de 160 gr., reçoit en 5 jours et en injections sous-cutanées, 10 cm³ de sérum. Le 6me jour il y a début d'ouverture vaginale et l'animal est tué. Les ovaires (pl. 4, fig. 7) sont remplis de gros follicules, ce qui témoigne d'une action auxogène évidente. Le vagin est en proœstre avancé (pl. 4, fig. 11).

2° *Sérum de mâles accoutumés.* — Il s'agit du sérum des mâles 693 et 694 traités pendant 51 jours par des injections d'extrait crinogène et saignés le 65me jour.

Une jeune femelle immature n° 774, pesant 154 gr. reçoit, en 4 jours, une dose de 5,5 cm³ de sérum. Elle est autopsiée le 6me jour, alors qu'elle pèse 173 gr. Les ovaires (pl. 4, fig. 8), sont remplis de gros follicules tertiaires, indiquant une action auxogène. Le vagin est au début du proœstre: prolifération basale et couche muqueuse élevée (pl. 4, fig. 13).

---

[1] GUYÉNOT, PONSE et DOTTRENS, Arch. Anat. Hist. Embryol., 1935.

3° *Sérum de femelle témoin.* — Une jeune femelle de 150 gr., n° 837, reçoit en 5 jours une dose double des précédentes, soit 11,5 cm³ de sérum provenant d'une femelle témoin de 405 gr. A l'autopsie, le 6me jour, la femelle pèse 190 gr. Ses ovaires sont infantiles, ne renfermant que quelques follicules tertiaires petits et moyens (pl. 4, fig. 9). Le vagin est également au repos. Il présente cependant une structure anormale, en ce sens que la couche basale est pluristratifiée comme au début du proœstre tandis que la couche muqueuse superficielle est basse et sans aucune activité. Il y avait un kyste dans la paroi d'une corne utérine. Nous signalons ces anomalies, mais elles n'ont aucun rapport avec une réaction œstrale qui ne s'est pas produite.

4° *Sérum de mâle témoin.* — Une femelle immature de 154 gr., n° 838, reçoit en 5 jours une dose de 13 cm³ de sérum d'un mâle témoin de 370 gr. et, en plus, 3,5 cm³ de sérum de femelle témoin. Malgré cette dose triple de celle utilisée pour les sérums d'animaux accoutumés, les ovaires n'ont pas la structure caractéristique d'une action auxogène, bien qu'ils renferment quelques gros follicules et le vagin est tout à fait infantile et au repos (pl. 4, fig. 12).

5° *Sérum de femelle témoin gestante.* — La femelle 842, de 142 gr., reçoit en 3 jours 5 cm³ de sérum provenant d'une femelle témoin, au début de la gestation. Les ovaires renferment un nombre assez élevé de gros follicules, comme lors d'une action auxogène discrète. Le vagin est en diœstre.

Conclusion. — Bien que ces expériences ne soient pas très nombreuses, il semble en résulter que les sérums des animaux accoutumés vis-à-vis de l'hormone crinogène possèdent une activité auxogène suffisante pour déclencher, même à dose assez faible, la puberté précoce chez des femelles immatures.

Par contre, des doses doubles et triples de sérums d'animaux témoins n'ont exercé aucune action comparable [1].

Il semble, en définitive, que, parmi les réponses induites par un traitement crinogène prolongé, se trouve une hypersécrétion, par l'hypophyse de l'animal, de l'hormone antagoniste, c'est-à-dire du

[1] Au cours d'expériences sur l'effet de la thyroïdectomie, Held et Ponse ont injecté à des femelles infantiles des doses de 6, 7, 14, 16 et 17 cm³ de sérum sans observer aucune action auxogène sur l'ovaire ni aucune réponse vaginale.

principe auxogène ou de maturité folliculaire. Ainsi s'explique l'espect particulier présenté par les ovaires des jeunes femelles accoutumées, les plus capables de répondre à une stimulation auxogène.

CHAPITRE III.

ACTION PROTECTRICE DES SÉRUMS D'ANIMAUX ACCOUTUMÉS.

Les sérums ont été fournis par des animaux accoutumés, femelles et mâles, traités par séries de deux ou trois individus et saignés en même temps. Le sang a été prélevé par saignée carotidienne, recueilli dans des tubes à centrifuger stériles. Après 24 heures de contact dans un lieu frais, le sérum était séparé par centrifugation, conservé à la glacière et injecté tel quel.

Dans les premières séries d'expériences, dans le but d'avoir le plus de sang possible, nous avions pratiqué un lavage de l'appareil circulatoire à l'eau physiologique, si bien que le sang recueilli était, dans l'ensemble, dilué. Nous avons reconnu que cette pratique était défectueuse; du moins, l'activité protectrice de tels sérums s'est-elle montrée très affaiblie.

Pour chaque série, il a été fait une expérience témoin avec une femelle recevant la même dose d'extrait crinogène et thyréotrope mais sans sérum d'accoutumés.

A. Sérums de femelles accoutumées.

Première série.

Témoin nº 726. — Une femelle de 202 gr. reçoit, en 6 jours, une dose de l'extrait 171 correspondant à 12 gr. de glande préhypophysaire fraîche. A l'autopsie, pratiquée le 7me jour, les thyroïdes pèsent 29%. Les cellules sont très élevées et les vésicules presque complètement vidées de leur colloïde. On remarque particulièrement l'extrême élévation de l'épithélium qui efface en grande partie la cavité des vésicules. Les ovaires présentent une réaction crinogène typique; ils renferment deux corps jaunes, un pseudo-corps jaune

et une masse de faux corps jaunes à cellules hypertrophiées. Vagin en diœstre.

Animal traité au sérum. — La femelle 724, de 197 gr., reçoit en 6 jours 10 gr. d'extrait 171 et, en plus 12 cm^3 provenant de la saignée des femelles accoutumées 664 et 665 (voir tableau, page 161). Ce sérum se trouve dilué par addition d'eau physiologique.

A l'autopsie, le 7me jour, les thyroïdes pèsent 23 %. Elles sont, malgré le sérum, fortement stimulées, un peu moins cependant que celles de la femelle témoin. L'épithélium, en particulier, est moins haut. Les ovaires présentent une réaction crinogène nette, moins forte cependant que celle du témoin. Vagin en diœstre.

En définitive, l'injection de sérum a simplement affaibli, et de façon légère, l'action de l'extrait, sans exercer une protection bien effective. Il est probable que ce résultat est dû à la dilution du sang recueilli.

Essai du caillot. — Le caillot, séparé par centrifugation, a été broyé dans l'eau stérile et essayé au point de vue de son action protectrice. Une femelle 725, de 180 gr, a reçu 8 cm^3 de l'extrait préhypophysaire et 10 cm^3 de caillot laqué. Les thyroïdes pèsent 26 % et sont très activées. Les ovaires ne montrent aucune protection. Vagin en diœstre.

Deuxième série.

Le sérum provient des femelles 652 et 655 ; il est recueilli sans dilution.

Témoin n° 696. — Une femelle de 180 gr. reçoit, en 5 jours, une dose d'extrait 165 correspondant à 10 gr. d'hypophyse fraîche. Les thyroïdes, qui pèsent 36 %, présentent une stimulation considérable : les vésicules sont grandes, vidées de la colloïde ; l'épithélium est élevé, végétant par places. Les ovaires montrent une réaction crinogène nette : follicules à thèque hypertrophiée, faux corps jaunes, un corps jaune à ovocyte inclus. Le vagin est infantile, au repos.

Animal traité au sérum. — La femelle n° 695, de 180 gr., reçoit, en 5 jours, sous la peau, 10 cm^3 d'extrait 165 et 10 cm^3 de sérum de femelles accoutumées. Les thyroïdes, qui pèsent seulement 11 %, sont fortement protégées contre l'action thyréotrope de l'extrait. Elles présentent des vésicules petites, remplies de colloïde avec çà

et là quelques vacuoles. L'épithélium est bas, à peine cubique par places.

Les ovaires, par contre, montrent une transformation crinogène nette, qui est seulement un peu moins forte que chez le témoin: hypertrophie thécale et interstitielle, formation de faux corps jaunes. Vagin infantile, au repos.

Le sérum, qui a pratiquement annihilé l'action de l'hormone thyréotrope, a simplement affaibli l'hormone crinogène.

Troisième série.

Le sérum utilisé provient des femelles 678, 679 et 680.

Animal témoin. — La femelle n° 738, de 275 gr., reçoit, en 4 jours, une dose de 7 cm³ d'extrait 173. Les thyroïdes, qui pèsent 41% présentent une stimulation énorme: vésicules vides; épithélium surélevé (pl. 7, fig. 28). Les ovaires offrent une belle réaction crinogène: masse de faux corps jaunes et de pseudo-corps jaunes à cellules thécales très hypertrophiées. Vagin en diœstre.

Animal traité au sérum. — La femelle 737, de 260 gr., reçoit, en 5 jours, 6 cm³ de l'extrait 173 et 12 cm³ de sérum. Les thyroïdes, qui pèsent seulement 13%, sont complètement au repos (pl. 7, fig. 29).

Les ovaires sont petits; ils renferment des follicules tertiaires sans aucune hypertrophie thécale, quelques faux corps jaunes atrétiques à cellules non hypertrophiées. On pourrait dire que la réaction crinogène est nulle s'il n'y avait 3 pseudo-corps jaunes. La présence de ceux-ci, chez une femelle en âge de présenter des follicules mûrs, semble indiquer qu'ils ont répondu à la présence de traces de substance crinogène. On pourrait aussi penser que la femelle venait d'avoir un rut et que la lutéinisation physiologique est restée incomplète en raison du traitement par le sérum. Le vagin est en proœstre.

En résumé, protection absolue contre l'hormone thyréotrope et quasi-totale contre le principe crinogène, à la dose de 2 cm³ de sérum pour 1 gr. d'hypophyse fraîche.

Quatrième série.

Le sérum utilisé provient des femelles 697, 698 et 699. Les trois sérums, recueillis purs, sont mélangés.

Témoin n° 780. — Une femelle de 342 gr. reçoit, en 6 jours, 5 cm³ d'extrait 175. Les thyroïdes, qui pèsent 25 %, présentent une stimulation nette (pl. 7, fig. 26). Elles ont de grandes vésicules dont la colloïde est en partie résorbée, un épithélium élevé. Les ovaires offrent une réaction crinogène nette, mais modérée, correspondant à la dose utilisée (5 gr. pour un animal de 362 gr.). On note un corps jaune à ovocyte inclus et une masse de faux corps jaunes à cellules thécales modérément hypertrophiées. Le vagin est en diœstre.

Animal traité au sérum. — La femelle 779, de 210 gr., reçoit, en 6 jours, une dose de 5 cm³ d'extrait 175 en même temps que 14,5 cm³ de sérum. On découvre à l'autopsie que la femelle était, depuis peu, portante. Les thyroïdes, qui ne pèsent que 14 %, sont au repos complet : vésicules remplies de colloïde, épithélium bas (pl. 7, fig. 27).

Les ovaires renferment un corps jaune de grossesse, de nombreux follicules secondaires et tertiaires sans aucune hypertrophie thécale, quelques faux corps jaunes atrétiques à éléments non hypertrophiés. Peut-être peut-on noter une légère réaction du tissu interstitiel ? Le vagin présente l'état d'élévation de la couche muqueuse correspondant à la gestation.

En résumé, protection totale pour la thyroïde et quasi-totale pour les ovaires à la dose de 2,9 cm³ de sérum pour 1 gr. d'hypophyse.

Cinquième série.

Les sérums proviennent des femelles 751 et 752.

Témoin n° 816. — Une femelle, de 185 gr., reçoit, en 6 jours, une dose de 6 cm³ d'extrait 182. Les thyroïdes, qui pèsent 32 %, sont fortement stimulées (pl. 6, fig. 22) : vésicules grosses, vidées, à épithélium élevé. Les ovaires (pl. 6, fig. 20) présentent une réaction crinogène nette : il n'y a plus qu'une masse de faux corps jaunes à cellules hypertrophiées. Le vagin est en diœstre (pl. 6, fig. 21).

Animal traité au sérum. — La femelle n° 815, de 195 gr., reçoit, en 6 jours, 6 cm³ d'extrait 182 et 12 cm³ de sérum. Les thyroïdes qui pèsent 10 %, offrent une protection absolument totale (pl. 6, fig. 24) : vésicules petites, remplies de colloïde, limitées par un épithélium très aplati.

Les ovaires présentent des follicules en bon état à thèque non hypertrophiée (pl. 6, fig. 23). Il y a beaucoup de faux corps jaunes, mais à cellules non hypertrophiées. Il est difficile de dire si cette atrésie est normale ou si elle ne révèle pas une action atrésiante de l'extrait vis-à-vis de laquelle il n'y aurait pas d'accoutumance. En tout cas, la protection contre la réaction crinogène proprement dite est totale. Le vagin est en proœstre (pl. 6, fig. 25), tandis que celui du témoin était en diœstre.

Protection totale anti-thyréotrope et anti-crinogène, à la dose de 2 cm³ de sérum pour 1 gr. d'hypophyse.

B. Sérums de mâles accoutumés.

Les sérums proviennent de mâles dont le tableau ci-dessous indique le traitement par les extraits préhypophysaires.

Nº	Poids initial et final	Durée du traitement	Dose totale d'extrait	Saignée le	Poids relatif des thyroïdes
693	370-502 gr.	52 jours	44 gr.	55e jour	19 %
694	370-562 »	52 »	46 »	55 »	12 %
783	810-720 »	61 »	47 »	62 »	12 %
784	740-660 »	61 »	47 »	63 »	15 %
785	690-800 »	68 »	53 »	71 »	17 %

Dans tous ces animaux, les glandes thyroïdes étaient complètement au repos bien que les poids relatifs indiquassent généralement le maintien d'un léger degré d'hypertrophie.

Les testicules étaient en pleine activité spermatogénétique sans modification apparente du tissu interstitiel; l'épididyme était plein de sperme, les vésicules séminales et la prostate en état d'activité.

Première série.

Les sérums utilisés proviennent des mâles 693 et 694.

Témoin nº 766. — Une femelle de 273 gr. reçoit, en 5 jours, 5 cm³ d'extrait 173. Les thyroïdes, qui pèsent 33%, sont très fortement stimulées. Les ovaires montrent une belle réaction crinogène: 3 corps jaunes à ovocytes inclus, masse de faux corps jaunes à cellules hypertrophiées. Vagin en diœstre.

Animal traité au sérum. — La femelle nº 765, de 245 gr., reçoit, en 5 jours, 5 cm³ d'extrait et 10 cm³ de sérum. Les thyroïdes, qui

ne pèsent que 9‰, sont complètement au repos. La protection est totale.

Les ovaires renferment des débris d'anciens corps jaunes avec pigment et des cellules géantes encore groupées sur l'emplacement d'un corps jaune ou disséminées dans le stroma. On note des follicules dont les thèques sont modérément hypertrophiées, des faux corps jaunes à cellules thécales un peu plus volumineuses que normalement, enfin 5 pseudo-corps jaunes dont deux hémorragiques, ce qui est tout à fait exceptionnel chez le cobaye. Le vagin est en diœstre.

En résumé, si la protection vis-à-vis de l'hormone thyréostimulante est parfaite, l'immunisation contre le principe crinogène reste très partielle. La réaction crinogène existe, simplement affaiblie par rapport au témoin.

Deuxième série.

Les sérums utilisés sont ceux des mâles 783 et 784.

Témoin n° 819. — Une femelle de 195 gr., reçoit, en 6 jours, une dose de 6 cm³ d'extrait. Les thyroïdes qui pèsent 29‰ sont fortement stimulées (pl. 5, fig. 16). Les vésicules sont vidées de leur colloïde et l'épithélium est élevé. Les ovaires offrent une forte réaction crinogène: on ne voit plus qu'une masse de faux corps jaunes à cellules hypertrophiées (pl. 5, fig. 14). Le vagin est en diœstre (pl. 5, fig. 15).

Animal traité au sérum. — La femelle 821, de 200 gr., reçoit, en 6 jours, 6 cm³ d'extrait 183 et 12 cm³ de sérum de mâles accoutumés. Les thyroïdes, qui pèsent 8‰, sont complètement au repos (pl. 5, fig. 18): vésicules pleines, épithélium bas, à peine cubique dans la région centrale.

Les ovaires renferment de beaux follicules à thèque non hypertrophiée (pl. 5, fig. 17); il y a des faux corps jaunes atrétiques mais à éléments de dimensions normales. Tout au plus semble-t-il que les cellules des plages et cordons de tissus interstitiel sont un peu plus grosses que normalement. La protection est pratiquement totale. Le vagin est en proœstre (pl. 5, fig. 19).

En somme, protection antithyréotrope parfaite et anticrinogène totale à la dose de 2 cm³ de sérum pour 1 gr. d'hypophyse fraîche.

Expérience témoin.

Cet essai avait pour but de rechercher si un sérum de cobaye non traité ni accoutumé possédait un certain degré d'action protectrice vis-à-vis des hormones thyréotrope et crinogène.

Animal n° 705. — Une femelle de 208 gr. reçoit, en 6 jours, une dose de 8 cm^3 d'extrait 166 et 12 cm^3 de sérum provenant d'une femelle normale. Les thyroïdes, qui pèsent 25%, sont très fortement stimulées: vésicules vides; épithélium surélevé. Les ovaires présentent une belle réaction crinogène: hypertrophie considérable des cellules thécales dans le tissu interstitiel, les thèques des follicules et les faux corps jaunes; plusieurs pseudo-corps jaunes. Le vagin est en diœstre.

Le sérum normal n'exerce donc aucune action protectrice.

Une autre expérience, faite avec le caillot laqué du sang du même animal témoin, a montré que ce produit n'avait également aucune action antihormonale.

Conclusions.

1° Deux femelles accoutumées ont fourni un sérum qui ne s'est montré protecteur ni vis-à-vis de l'hormone thyréotrope, ni à l'égard du principe crinogène. Ce sont les deux plus jeunes femelles qui pesaient chacune 162 gr. au début du traitement. Il est probable que l'inactivité de leurs sérums est en relation avec la dilution du sang au moment de la saignée. Elles avaient cependant acquis un état complet d'accoutumance ainsi qu'en témoignent la réapparition des ruts au bout de 36 et 44 jours, l'état des ovaires et celui des thyroïdes.

2° Les sérums de quatorze autres animaux, dont 10 femelles et 4 mâles, soumis au traitement chronique d'accoutumance, ont exercé une protection complète vis-à-vis de l'hormone thyréotrope.

3° Parmi ces quatorze animaux, sept, à savoir 5 femelles et 2 mâles, ont fourni des sérums qui étaient incapables de protéger les animaux neufs contre l'action crinogène des extraits ou qui ne réalisaient qu'une protection partielle se traduisant par une diminution de la réaction des ovaires.

4° Les sept autres animaux accoutumés, dont 5 femelles et 2 mâles, ont donné des sérums qui ont exercé une protection totale ou quasi-totale vis-à-vis de l'hormone crinogène.

5° Il est difficile de préciser à quoi tiennent ces différences dans la richesse des sérums en antihormone crinogène. L'examen des ovaires, la considération des ruts ne permettent pas de relever de différence essentielle dans le degré de l'accoutumance réalisée.

La seule différence constante entre les deux groupes d'animaux donneurs de sérum réside dans le poids au début de l'expérience, c'est-à-dire dans l'âge des sujets soumis à l'accoutumance. Le tableau suivant fait ressortir les valeurs moyennes relatives au poids initial des animaux, à la durée du traitement, à l'époque de la saignée.

	Groupe I (sérums anticrino-gènes)	Groupe II (sérums peu ou pas anti-crinogènes)
Poids initial moyen	621 gr.	287 gr.
Poids initiaux extrêmes	470 à 810 gr.	207 à 370 gr.
Durée moyenne du traitement . .	54 jours	45 jours
Epoque moyenne de la saignée .	58e jour	48e jour

On voit que les animaux ayant fourni les sérums les plus actifs étaient tous plus âgés; en outre, le traitement avait été plus long et la saignée plus tardive. A noter, en outre, que les deux femelles dont les sérums, dilués il est vrai, ne montrèrent aucune action protectrice étaient aussi les plus jeunes, puisqu'elles ne pesaient que 162 gr. chacune au début du traitement. Il n'est donc pas impossible que l'âge de l'animal intervienne dans son aptitude non à accoutumer ses organes mais à déverser dans son sérum des substances protectrices.

6° En ce qui concerne les doses, les résultats favorables ont tous été obtenus avec des quantités de sérum doubles ou même triples de la quantité d'extrait utilisé, c'est-à-dire 2 à 3 cm³ de sérum pour 1 cm³ d'extrait correspondant à 1 gr. de préhypophyse fraîche. Cependant, dans le cas de la femelle 695, une dose de 10 cm³ de sérum pour 10 cm³ d'extrait a suffi pour protéger complètement un animal neuf contre l'hormone thyréostimulante, partiellement contre le produit crinogène.

7° Il résulte des faits que le cobaye mâle s'accoutume comme les femelles à l'hormone thyréotrope et que son sérum renferme aussi l'antihormone crinogène. Ceci indique que la présence de l'ovaire n'est pas nécessaire pour que la réaction anti se produise.

C. Moment où l'accoutumance se trouve réalisée.

Nous n'avons encore sur ce point que des données fragmentaires; du moins sont-elles très nettes en ce qui concerne l'hormone thyréotrope.

Une partie de ces recherches ont été faites avec la collaboration de M. Altschüler qui s'est chargé plus spécialement d'étudier l'histologie des glandes thyroïdes des animaux en voie d'accoutumance.

1° *Traitement de 13 jours.*

a) *Donneur de sérum.* — Un cobaye mâle, de 430 gr., reçoit, en 13 jours, une dose de 13 cm^3 (13 gr.) d'extrait préhypophysaire purifié. Il est saigné le 14me jour. Les thyroïdes ne pèsent que 17 %, les surrénales 82%.

b) *Animal traité.* — Le mâle 879, de 240 gr., reçoit, en 5 jours et en injections séparées, 3 cm^3 d'extrait préhypophysaire et 5,5 cm^3 de sérum. Il est autopsié le 6me jour. Les thyroïdes qui pèsent 22% sont fortement stimulées: vésicules grandes, complètement vides de colloïde, limitées par un épithélium élevé. Les surrénales (63%) sont peu modifiées, ce qui tient sans doute à la faible dose d'extrait utilisée. L'animal étant un mâle, nous ne pouvons rien savoir de l'activité du sérum vis-à-vis du principe crinogène.

c) *Témoin.* — Le mâle 884, de 240 gr., reçoit, en 5 jours, une dose de 3 cm^3 du même extrait préhypophysaire. Il est autopsié le 6me jour. Les thyroïdes, qui pèsent 20%, présentent une stimulation aussi forte que celle de l'animal précédent. Les surrénales pèsent 63% et sont d'aspect normal.

Conclusion. — Le sérum, prélevé le 14me jour, sur un animal traité pendant 13 jours, ne possède encore aucune propriété anti-thyréotrope.

2° *Traitement de 15 jours.*

a) *Donneur de sérum.* — Un mâle de 383 gr. reçoit, en 15 jours, une dose de 14 cm^3 d'extrait préhypophysaire purifié. Il est saigné le 16me jour. Les thyroïdes pèsent 17%, les surrénales 70%.

b) *Animal traité.* — Le mâle 885, de 270 gr., reçoit séparément et en 5 jours, 3 cm^3 d'extrait préhypophysaire et 7 cm^3 de sérum. Il est

sacrifié le 6me jour. Les thyroïdes, qui pèsent 19% sont encore très fortement stimulées. Les surrénales (60%) sont a peu près normales.

c) *Témoin.* — L'extrait était le même que dans l'expérience précédente (voir témoin n° 884).

Conclusion. — Le sérum, prélevé le 16me jour, après 15 jours de traitement, ne possède encore aucune propriété antithyréotrope.

3° *Traitement de 16 jours.*

a) *Donneur de sérum.* — Une femelle de 394 gr., reçoit, en 16 jours, une dose de 14 cm³ d'extrait préhypophysaire. L'animal est autopsié et saigné le 19me jour. Les thyroïdes pèsent 31%. Les surrénales 106%.

b) *Animal traité.* — La femelle 836, de 183 gr., reçoit séparément et en 5 jours, 4,5 cm³ d'extrait préhypophysaire et 11 cm³ de sérum. Elle est autopsiée le 6me jour. Les thyroïdes, qui pèsent 27%, sont fortement stimulées. Les surrénales (76%) sont peu modifiées. Les ovaires présentent une réaction crinogène modérée: atrésie; faux corps jaunes; follicules à thèques hypertrophiées.

c) *Témoin.* — Il n'a pas été fait de témoin particulier pour cette expérience, mais l'extrait n° 183 a été utilisé sur les animaux 819, 823, 824 et 825 qui font partie d'une autre série dont nous parlerons plus loin. L'extrait s'est montré régulièrement crinogène et thyréotrope à la dose de 3 cm³ en 3 jours.

Conclusion. — Le sérum d'une femelle traitée pendant 16 jours et prélevé le 19me ne manifeste ni propriété antithyréotrope ni pouvoir anticrinogène.

4° *Traitement de 19 jours.*

a) *Donneurs de sérum.* — On a utilisé successivement le sérum de deux animaux en accoutumance. D'abord, celui d'une femelle traitée pendant 19 jours par 16 cm³ et saignée le 19me jour: les thyroïdes pèsent 18%, les surrénales 77%. Ensuite, le sérum d'une femelle traitée pendant 19 jours par 18 cm³ et saignée le 22me: les thyroïdes pèsent 24% et les surrénales 148%.

b) *Animal traité.* — La femelle 839, de 188 gr., reçoit, en 6 jours et séparément, 6 cm³ d'extrait et 12 cm³ de sérum (8 du premier

donneur et 4 du second). Autopsie le 7me jour. Les thyroïdes, qui pèsent 11 ‰, sont complètement *au repos*: vésicules remplies de colloïde homogène: épithélium aplati. Les surrénales (67%) n'ont pas encore été étudiées histologiquement. Les ovaires ne présentent qu'une faible réaction crinogène.

c) *Témoin.* — L'extrait utilisé est le même que dans la série précédente.

Conclusion. — Le sérum prélevé après 19 à 22 jours de traitement possède une forte propriété antithyréotrope. Il paraît, dans ce cas, avoir atténué l'action du principe crinogène.

5° *Traitement de 23 jours.*

a) *Donneur de sérum.* — Une femelle de 603 gr. est traitée par 22 cm³ d'extrait préhypophysaire pendant 23 jours. Elle est saignée le 24me jour. Les thyroïdes pèsent 9 ‰, les surrénales 79 ‰.

b) *Animal traité.* — La femelle 868, de 385 gr., reçoit, en 6 jours, d'une part 5 cm³ d'extraits 191 et 192, d'autre part 13 cm³ de sérum. On donne le premier jour 2 cm³ de sérum par voie intrapéritonéale; puis, les jours suivants et en injections sous-cutanées, l'extrait et le reste du sérum. Autopsie le 7me jour. Les thyroïdes (10 ‰) sont complètement au repos. Les surrénales (68 ‰) ont une structure normale. Les ovaires, par contre, présentent une réaction crinogène nette.

c) *Témoin.* — La femelle 869, de 345 gr., reçoit, en 5 jours, 5 cm³ des mêmes extraits 191 et 192. Elle est autopsiée le 6me jour. Les thyroïdes qui pèsent 34 ‰ sont intensément stimulées. Les surrénales (105 ‰) ont un cortex épaissi, une glomérulée mince, des spongiocytes pratiquement vidés de leurs inclusions adipeuses et hypertrophiés. Les ovaires, enfin, présentent une réaction crinogène de même ordre que dans la femelle traitée au sérum.

Conclusion. — Le sérum d'une femelle traitée pendant 23 jours est fortement antithyréotrope et anticorticotrope. Déjà, les poids d'organes (10 ‰ contre 34 ‰ pour la thyroïde; 68 ‰ contre 105 ‰ pour les surrénales) indiquent l'existence d'une protection totale. Par contre, il n'y a pas encore de propriété anticrinogène.

6° *Traitement de 33 jours.*

a) *Donneur de sérum.* — Le sérum utilisé provient de trois mâles nos 857, 858 et 859, pesant respectivement 405 gr., 340 gr. et 350 gr. au début du traitement. Ils ont reçu en 33 jours une dose de 32 cm³ d'extrait préhypophysaire. Ils sont saignés le 33me jour. Les thyroïdes de ces animaux pèsent 10, 16 et 20%₀. Les surrénales ont des poids relatifs de 79, 102 et 91%₀.

b) *Animal traité.* — La femelle 895, de 183 gr., reçoit, en 5 jours, 21 cm³ de sérum (6 de 857, 12 de 858 et 859 mélangés, enfin 3 de 859). Parallèlement on lui injecte, en 4 jours, 5 cm³ d'extrait 200. Autopsie le 6me jour. Les thyroïdes, qui pèsent 12%₀, présentent des traces d'activation: épithélium cubique; quelques vacuoles de résorption dans la colloïde. Les surrénales (48%₀) sont normales. Les ovaires présentent une réaction crinogène un peu moins forte que dans le témoin.

c) *Témoin.* — La femelle 896, de 193 gr., reçoit, en 4 jours, une dose de 5 cm³ de l'extrait 200. Elle est autopsiée le 6me jour. Les thyroïdes, qui pèsent 25%₀, présentent une stimulation intense. Les surrénales (55%₀) sont peu modifiées, l'extrait n'étant que faiblement corticotrope. Les ovaires présentent une réaction crinogène nette avec des cellules thécales plus hypertrophiées que dans l'animal traité au sérum.

Conclusion. — Les sérums étaient fortement antithyréotropes et faiblement anticrinogènes. Le résultat, moins bon que dans l'expérience précédente, surprend d'autant plus que la dose de sérum a été ici considérable. Nous avons remarqué à plusieurs reprises que le mélange des sérums de plusieurs animaux était généralement défavorable.

7° *Traitement de 35 jours.*

a) *Donneur de sérum.* — Une femelle de 300 gr., reçoit, en 35 jours, une dose de 36 cm³ d'extrait préhypophysaire. Elle est saignée le 37me jour. Les thyroïdes pèsent 10%₀, les surrénales 62%₀.

b) *Animal traité.* — La femelle 878, de 175 gr., reçoit, en 5 jours, 3 cm³ d'extrait acétonique 194 et 6 cm³ de sérum. Elle est autopsiée le 7me jour. Les thyroïdes, qui pèsent 14%₀ sont pratiquement au

repos, avec cependant quelques vacuoles dans la colloïde et un épithélium un peu moins plat que normalement (traces d'activation). Les surrénales, qui pèsent 82 %, sont peu modifiées histologiquement. Les ovaires présentent encore une assez forte réaction crinogène.

c) *Témoins.* — La femelle 873, de 199 gr., reçoit, en 6 jours, une dose de 6 cm^3 d'extrait acétonique 194 (dose double de celle reçue par l'animal traité). Les thyroïdes (30 %) sont l'objet d'une intense stimulation; les surrénales (120 %) sont hypertrophiées avec des spongiocytes très pauvres en inclusions adipeuses. Les ovaires présentent une très forte réaction crinogène.

Conclusion. — Le sérum possède une forte action antithyréotrope, une action anticorticotrope et une propriété anticrinogène encore peu intense. Il faut tenir compte du fait que l'extrait utilisé était particulièrement puissant.

Conclusions.

1° La propriété antithyréotrope n'apparaît pas dans le sérum des animaux accoutumés avant le 19me jour du traitement. Ou du moins, ce n'est qu'à ce moment qu'elle atteint un degré suffisant pour neutraliser *in vivo* des doses correspondant à 3-6 gr. d'hypophyse fraîche.

2° Nous ne faisons que signaler, en passant, l'apparition du pouvoir anticorticotrope vers le 24me jour.

3° Bien que les sérums témoignent, à partir du 33me jour, d'un certain pouvoir anticrinogène, ils sont encore incapables de neutraliser entièrement les doses d'extrait utilisées. Nous savons d'ailleurs que le signal de l'accoutumance, c'est-à-dire l'apparition d'un rut, ne se produit, en moyenne, qu'au bout de 36 jours. De plus, les sérums qui nous ont donné une protection complète contre le crinogène provenaient tous d'animaux saignés au plus tôt le 48me jour du traitement, le plus souvent le 50me et, quatre fois, entre le 62me et le 71me jours.

La propriété anticrinogène se développe beaucoup moins vite que le pouvoir antithyréotrope et que le principe anticorticotrope.

CHAPITRE IV

MÉLANGES IN VITRO DE SÉRUMS ET D'EXTRAITS.

La méthode des mélanges *in vitro* de sérums d'animaux accoutumés et d'extraits préhypophysaires ne nous a donné, sauf dans deux cas, que des résultats négatifs. Nous exposerons brièvement les expériences faites dans ce domaine.

Première série

L'extrait préhypophysaire est une poudre acétonique extrêmement puissante qui est essayée, à l'état de soluté dans l'eau physiologique, sur la femelle 873, dont il a été parlé plus haut. L'extrait, à une dose correspondant à 6 gr. d'hypophyse fraîche, s'est montré fortement crinogène, thyréotrope (thyroïdes de 30 %) et corticotrope (surrénales de 120%).

D'autre part, ce même extrait a été utilisé dans le cas de la femelle 878, pour essayer la valeur protectrice, *in vivo*, d'un sérum après 35 jours d'accoutumance. Nous avons vu que le sérum avait neutralisé presque entièrement le thyréotrope et le corticotrope et, d'une façon déjà appréciable mais faible, le crinogène.

La poudre acétonique ayant servi à préparer cet extrait a été mélangée directement, à la dose correspondant à 6 gr. de préhypophyse fraîche, avec trois sérums:

6 gr.	(poudre)	+ 4,5 cm³	de	sérum	prélevé	le	27ᵉ	jour	de l'accoutumance	
6 gr.	»	+11,0 cm³	»	»	»	»	29ᵉ	»	»	»
6 gr.	»	+ 9,5 cm³	»	»	»	»	31ᵉ	»	»	»

Les mélanges ont été laissés 12 heures à la glacière puis centrifugés et injectés à trois femelles, en 6 jours.

Dans aucun cas, il n'y a eu la moindre action protectrice des sérums. Les thyroïdes qui pesaient 31, 34 et 40% étaient fortement stimulées. Les surrénales présentaient la réaction corticotrope. Les ovaires montraient une forte réaction crinogène.

Il est évident que le procédé est mauvais, car la poudre peut avoir retenu par adsorption les antihormones. S'il n'est pas étonnant que les ovaires n'aient pas été protégés, eu égard à la durée du

traitement des donneurs de sérum, il est certain que ces mêmes sérums, utilisés *in vivo*, se seraient montrés antithyréotropes et anticorticotropes.

Deuxième série.

On utilise un extrait 183 (extrait alcalin purifié par précipitation au moyen de 4 volumes d'alcool) qui, essayé sur la femelle 819, stimule les thyroïdes (29%), les surrénales (100%) et rend les ovaires crinogènes.

On a, d'autre part, utilisé le même extrait sur la femelle 821 pour étudier l'action protectrice, *in vivo*, du sérum de deux mâles accoutumés pendant 62 jours. Nous avons vu que la protection vis-à-vis des hormones thyréotrope et crinogène avait été totale.

On utilise alors le surplus des mêmes sérums, mais après 11 jours de conservation à la glacière, pour les mélanger avec le même extrait 183, suivant les proportions suivantes:

a)	Ext. 183	3 cm³ + 2 cm³	sérums	783-784
b)	»	3 cm³ + 4 cm³	»	»
c)	»	3 cm³ + 6 cm³	»	»

On laisse les mélanges une heure dans une étuve à 38°, puis on les conserve à la glacière. Les mélanges sont troubles.

Ils sont alors injectés à trois mâles, en 3 jours. Les autopsies ont lieu le 4me jour. Seules les thyroïdes ont été prises en considération. Elles pèsent 18,5, 20 et 18,9 %. Elles sont fortement activées dans les trois cas. Il semble cependant que, dans le cas du mélange *c*, la réaction soit un peu différente. Au lieu de vésicules grandes, à vaste cavité remplie d'un produit chromophobe, à épithélium élevé, on observe des vésicules petites, à cellules élevées, dont la cavité est presque entièrement effacée. Peut-être faut-il voir dans cet aspect exceptionnel le résultat d'une légère protection ?

Troisième série.

La totalité du sérum provenant d'un mâle accoutumé pendant 70 jours (10,5 cm³) est ajoutée à 5 cm³ de l'extrait 183 utilisé dans l'expérience précédente et dont l'action est bien connue. Le mélange est abandonné 5 heures à l'étuve à 38°. Il est ensuite conservé à la glacière.

La femelle 827, de 215 gr., reçoit la totalité de ce mélange en 7 jours. Elle est autopsiée le 8me jour.

Les thyroïdes qui pèsent 21% ne présentent qu'une faible stimulation: vésicules petites, pleines de colloïde avec seulement quelques vacuoles périphériques; épithélium tout au plus cubique. Les surrénales ont un poids (70%) et une structure normaux. Les ovaires renferment de beaux follicules à thèque non hypertrophiée. Il y a des faux corps jaunes atrétiques à cellules peu ou pas hypertrophiées et on note un corps jaune.

Le sérum a donc exercé *in vitro* une neutralisation presque complète du crinogène et des autres hormones préhypophysaires.

Quatrième série.

Une femelle nº 934, ayant subi une hypophysectomie partielle, est accoutumée par l'injection de 61 gr. (extrait alcalin précipité par l'alcool) pendant 85 jours. On lui fait un nouveau traitement d'épreuve du 94me au 97me jour et on la saigne 98 jours après le début du traitement.

On mélange 5 cm³ (= 5 gr.) d'un extrait alcalin précipité par l'alcool et 10 cm³ de sérum de la femelle 934. Le mélange est placé immédiatement à la glacière et y est conservé pendant toute la durée de l'expérience.

Nº *1023*. Une jeune femelle de 170 gr. reçoit ce mélange en 5 jours. Le 4me jour, alors qu'elle n'a encore reçu que 9 cm³, son vagin s'ouvre. Elle pèse 179 gr.: il s'agit donc bien d'une puberté précoce déclenchée par le traitement (action auxogène du sérum). L'autopsie a lieu le 7me jour.

Les *ovaires* présentent plusieurs très gros follicules dont un à maturité; il n'y a aucun signe de réaction crinogène.

Le *vagin* est en plein œstre: desquamation cornée.

Les *thyroïdes* présentent quelques traces de stimulation, indiquée par un épithélium un peu élevé. Les *surrénales* sont entièrement normales. Le sérum a donc eu un effet protecteur pratiquement total.

Conclusions.

Les sérums peuvent exercer *in vitro* la même action protectrice que lorsqu'ils sont employés *in vivo*. Toutefois, la neutralisation est inconstante et dépend évidemment de la nature des extraits utilisés, ainsi que des conditions dans lesquelles sont placés les mélanges.

CHAPITRE V

ABSENCE D'ACCOUTUMANCE A L'HORMONE AUXOGÈNE DE L'URINE DE FEMME OVARIOTOMISÉE (UFO).

L'un de nous a longuement étudié l'action gonadotrope de l'extrait d'urine de femme ovariotomisée, sur le cobaye [1]. L'urine est filtrée après acidification (16 gouttes d'acide acétique par litre), puis précipitée par 4 volumes d'alcool à 92°. Le précipité, séparé par centrifugation, est lavé à l'alcool à 80°, puis à l'éther, enfin redissous dans l'eau, de telle sorte que 1 cm³ de cet extrait corresponde à 20 cm³ d'urine. Nous avons utilisé aussi, avec de bons résultats, une extraction par adsorption à la poudre de kaolin.

L'extrait, injecté à des femelles immatures, provoque la croissance d'un grand nombre de follicules et, corrélativement, l'ouverture vaginale et le rut, au bout de 4 à 6 jours. Il n'y a jamais formation de corps jaunes, sauf dans quelques cas exceptionnels, les femelles étant alors proches de l'époque de la maturité normale. Par contre, chez les femelles adultes, la croissance folliculaire produite par l'extrait (UFO) s'accompagne de la transformation des follicules en nombreux corps jaunes, sous l'influence de l'hormone crinogène que sécrète l'hypophyse de ces adultes. GUYÉNOT (1936) en a apporté la preuve en montrant que cette lutéinisation fait défaut chez les femelles adultes hypophysectomisées. Bien que GUYÉNOT et PONSE (1936) aient été amenés à conclure que les très fortes doses d'UFO ont une légère action crinogène, on peut admettre que pratiquement, à doses normales, l'UFO n'exerce qu'un effet auxogène pur.

Nous avons recherché s'il y avait une accoutumance à l'action auxogène de l'UFO comparable à celle que provoque l'administration prolongée d'urine de femme enceinte (UFE).

Première série.

Deux jeunes femelles, pesant, au début de l'expérience, 80 gr. et 102 gr., ont été traitées par des injections d'UFO, pendant

[1] E. GUYÉNOT, K. PONSE et E. DOTTRENS, *loc. cit.*, 1935.

55 jours. Elles reçurent, en tout, une dose de 30 cm³, soit l'extrait de 600 cm³ d'urine.

La première *(n° 668)*, dont le poids passa de 80 gr. à 260 gr., ne présenta, à aucun moment, d'ouverture vaginale. On sait d'ailleurs que les ovaires ne peuvent répondre au traitement auxogène qu'à partir d'un certain stade de développement : il faut que les femelles aient atteint un poids minimum de 160 gr. environ. A l'autopsie, le 59me jour de l'expérience, on trouva, dans les *ovaires* de nombreux gros follicules à granuleuse normale ; il n'y avait pas trace des modifications dans le sens épithélioïde ou prélutéinique que l'on observe souvent après traitement à l'UFO. Il est d'ailleurs probable que ces débuts de lutéinisation sont dûs aux traces de principe crinogène que renferme l'UFO. On pourrait donc penser que l'animal est protégé, par accoutumance, contre cette très faible action lutéinisante.

La seconde femelle *(n° 667)*, dont le poids passa de 102 gr. à 302 gr., présenta un rut le 14me jour du traitement, alors qu'elle pesait 157 gr. Ce rut dura 4 jours, puis le vagin se referma pour ne plus se rouvrir jusqu'à la fin de l'expérience. Le 59me jour, l'animal fut autopsié : les *ovaires* étaient très gros, bourrés de follicules tertiaires ; le *vagin* était en proœstre. Il est évident qu'un deuxième rut allait se produire après 40 jours d'anœstre. Pas plus que dans le cas précédent, il n'y avait trace de lutéinisation.

Les deux animaux furent saignés le 59me jour et leurs sérums examinés au point de vue d'une protection éventuelle.

a) *Femelle témoin n° 740.* — Cette femelle, de 160-170 gr., reçoit, en 3 jours, 4 cm³ (80 cm³ d'urine) d'extrait d'UFO. Le 4me jour, le vagin est humide mais l'ouverture ne se produit que le 5me jour.

b) *Femelle traitée au sérum n° 739.* — Une femelle de 154-160 gr. reçoit, en 3 jours, et séparément, 4 cm³ d'extrait d'UFO et 8 cm³ de sérum des femelles 668 et 667 ayant subi un traitement prolongé. Le 4me jour, le vagin est humide ; il s'ouvre dans la nuit du 4me au 5me jour.

Le sérum n'a donc exercé aucune action protectrice vis-à-vis de l'action auxogène de l'UFO.

Deuxième série.

Les femelles 739 et 740 ayant servi dans l'expérience précédente ne furent pas sacrifiées, mais soumises à un traitement prolongé à l'UFO. Elles reçurent, en 53 jours, une dose totale de 23 cm³ (460 cm³ d'urine).

La première, dont le poids passa de 154 à 350 gr., présenta l'ouverture vaginale le 5me jour. Le rut se prolongea, sans interruption, du 5me au 24me jour. A ce moment, l'animal qui pesait 240 gr. présenta une fermeture vaginale qui ne dura que 2 jours. Le vagin se rouvrit pour une nouvelle période de 14 jours. A partir de ce moment commencèrent des cycles plus réguliers: fermeture de 5 jours; ouverture de 3 jours; nouvelle fermeture jusqu'à l'autopsie, pendant 5 jours.

La deuxième femelle, dont le poids passa de 160 à 330 gr., présenta aussi le 5me jour du traitement une ouverture vaginale qui se prolongea pendant 19 jours. Puis le vagin se referma du 25me au 45me jour. Nouvelle ouverture du 46me au 49me jour; fermeture du 50me au 54me jour, date de l'autopsie.

En somme, il y a chez ces femelles plus âgées que les précédentes, d'abord un rut prématuré et prolongé. L'allure cyclique ne reprend que lorsque les animaux ont atteint un poids voisin de 280 gr. A ce moment, leurs hypophyses fonctionnent déjà et sécrètent l'hormone crinogène qui, en provoquant la formation de corps jaunes, régularise le cycle. Cependant les périodes de fermeture restent irrégulières, ce qui montre que l'UFO continue à exercer son action.

Les *ovaires* des deux femelles, prélevés à l'autopsie, le 54me jour, présentent, dans les deux cas, le même aspect. Ils renferment de nombreux gros follicules tertiaires et sont bourrés de corps jaunes: on compte 8 de ces derniers par coupe. C'est là la réaction classique des femelles adultes à l'UFO. L'extrait provoque la maturité d'un grand nombre de follicules et l'hormone crinogène, sécrétée par l'hypophyse des animaux, lutéinise les plus avancés. On obtient ainsi la production de 13, 15, 18 corps jaunes dans les ovaires, alors que normalement il ne s'en forme pas plus de trois à quatre à chaque rut. Il n'y a donc aucune accoutumance à l'UFO.

Ces deux femelles furent saignées et leurs sérums essayés au point de vue d'une action protectrice éventuelle.

a) *Femelle témoin n° 812.* — Cette femelle de 175-180 gr., reçoit, en 3 jours, 4 cm³ d'extrait UFO. Début d'ouverture vaginale le 5me jour; autopsie le 6me jour. Les *ovaires* sont remplis de gros follicules: plusieurs présentent une certaine hypertrophie des cellules granuleuses, considérée comme un stade de prélutéinisation. Le *vagin* est en proœstre avancé.

b) *Femelle traitée au sérum n° 811.* — Cette femelle de 167-184 gr., reçoit, en 3 jours, 4 cm³ d'UFO et 6 cm³ de sérum des femelles 739 et 740 ayant subi un traitement prolongé. Le vagin est rouge le 3me jour et s'ouvre le 4me jour, un jour plus tôt que chez le témoin. Les *ovaires* renferment d'énormes follicules tertiaires. Un ou deux seulement présentent une très légère hypertrophie des cellules granuleuses, comme s'il y avait un certain degré de protection contre l'action prélutéinisante. Le *vagin* présente la desquamation cornée caractéristique de l'œstre.

c) *Femelle traitée au sérum seul, n° 813.* — Une femelle de 190-215 gr. reçoit, en 3 jours, 6 cm³ du sérum des femelles 739 et 740 ayant subi un traitement prolongé. Il n'y a pas d'ouverture vaginale et l'animal est autopsié le 7me jour. Les ovaires sont remarquables par la présence d'un nombre inusité de gros follicules tertiaires traduisant l'action auxogène propre du sérum. Le *vagin* est nettement en proœstre.

En résumé, dans les deux essais, les sérums des femelles ayant subi un traitement prolongé par l'UFO n'ont exercé aucune action protectrice vis-à-vis du même extrait. Au contraire, dans un cas, l'animal traité au sérum et à l'UFO a présenté une ouverture vaginale plus précoce et un rut plus complet que le témoin. L'essai du sérum seul montre d'ailleurs qu'il est par lui-même auxogène.

L'état des ovaires des femelles soumises au traitement prolongé indique aussi nettement qu'il n'y a aucune accoutumance.

Le traitement par l'UFO entraine d'abord un état de rut permanent: plus tard surviennent des fermetures coïncidant avec l'entrée en activité de l'hypophyse de l'animal et avec la production de corps jaunes. Toutefois, les périodes de fermeture vaginale sont courtes, nouvelle preuve de l'absence d'accoutumance.

CHAPITRE VI.

DISCUSSION DES RÉSULTATS ET CONCLUSIONS.

On sait que les hormones présentes dans les extraits préhypophysaires paraissent être de nature protéique. Guyénot, Ponse et Dottrens ont montré qu'elles étaient progressivement détruites par l'autolyse, l'hydrolyse acide et la digestion pepsique. Si les hormones elles-mêmes ne sont pas des protéines, elles sont du moins liées, dans les extraits ordinaires, à des corps protéiques. On est naturellement conduit à penser que l'accoutumance et la propriété protectrice des sérums ont les caractères d'une réaction d'immunité vis-à-vis des hormones préhypophysaires ou des albumines qui les accompagnent.

La première question qui se pose est de savoir si la réaction est une réponse banale du milieu intérieur à l'introduction des albumines étrangères qui sont associées aux hormones ou s'il s'agit d'une immunisation à l'égard des hormones elles-mêmes. C'est ici la question de spécificité qui intervient. Quand un animal est rendu antithyréotrope par des injections d'un extrait préhypophysaire de bœuf, est-il protégé contre le thyréotrope de cette origine seulement ou contre l'hormone thyréotrope en général, quelle que soit sa provenance ?

Nous n'avons pas fait d'expériences dans cette direction et devons nous contenter des faits établis par d'autres chercheurs. On sait que Selye, Collip et Thomson ont montré que les animaux accoutumés à l'urine de femme enceinte restent sensibles à l'hormone extraite de l'hypophyse de porc. Réciproquement, les animaux protégés contre l'hormone gonadotrope, par implantations d'hypophyses de rats, demeurent sensibles à l'action gonadotrope de l'urine de femme enceinte. Nous avons eu l'occasion de vérifier cette absence de protection réciproque en ce qui concerne l'urine de femme enceinte et les extraits préhypophysaires de bœuf. La question reste de savoir s'il s'agit d'une question de spécificité ou si l'hormone gonadotrope d'origine urinaire ne serait pas différente, malgré

la similitude des effets physiologiques, de l'hormone d'origine préhypophysaire.

Fluhmann (1935) a utilisé, pour accoutumer des femelles de rat, un extrait de préhypophyses humaines. Après 90 à 190 jours de traitement, il a saigné les animaux: le sérum protège contre l'action gonadotrope de l'extrait pituitaire humain. Les ovaires n'augmentent pas de poids et ne présentent pas de changements histologiques. Par contre, ces mêmes sérums ne se sont pas montrés protecteurs vis-à-vis d'un extrait de préhypophyse de mouton. Les ovaires augmentent considérablement de poids et présentent « des changements histologiques importants ». A première vue, ces résultats indiquent que la réaction des sérums varie selon les espèces animales qui fournissent les hormones. Cependant, il faut tenir compte que l'hypophyse de mouton est particulièrement riche en hormone auxogène pour laquelle il semble ne pas y avoir d'accoutumance. Les animaux pouvaient être accoutumés au crinogène, mais non à l'auxogène, ce qui, en l'absence de renseignements sur l'état des ovaires, pourrait permettre de comprendre le résultat observé.

Plus décisives paraissent les recherches de Werner (1936) relatives à l'accoutumance des cobayes à l'hormone thyréotrope extraite de la préhypophyse de bœuf; l'auteur a utilisé deux sortes d'extraits préparés les uns par la méthode au sulfate de soude de Wallen-Lawrence, les autres par la méthode à l'acide flavianique de Meyer. Les animaux, traités pendant 23 à 40 jours par le premier extrait, présentent l'accoutumance dans 10 cas sur 11, ainsi qu'en témoigne l'étude du métabolisme basal. L'accoutumance est beaucoup plus rare si l'on emploie l'autre extrait. Sur 43 animaux tués au bout de 38 jours, il n'y en a que 4 d'accoutumés; sur 19 animaux tués entre le 38me et le 80me jour, 5 seulement sont accoutumés; enfin, sur 7 animaux traités de 80 à 87 jours, il n'y a qu'un accoutumé. En tout, 10 cas d'accoutumance sur 69. La constatation la plus intéressante est que des animaux accoutumés à un extrait par la méthode du sulfate de soude présentent une réaction thyroïdienne si on leur injecte un extrait à l'acide flavianique. L'auteur conclut qu'il s'agit uniquement de réactions d'immunité envers les protéines associées aux hormones préhypophysaires.

Nous ajouterons ici nos propres observations qui tendent à montrer que, si un cobaye est accoutumé vis-à-vis de l'hormone crinogène de bœuf, il ne l'est pas nécessairement à l'égard du prin-

cipe crinogène de sa propre hypophyse, ainsi qu'en témoigne la formation de corps jaunes dans ses ovaires.

Il y a donc tout un ensemble de faits qui plaident en faveur de l'idée que l'accoutumance se ramènerait à une réaction banale du milieu intérieur qui ne porterait pas sur les hormones elles-mêmes, mais seulement sur les protéines, variables selon les espèces animales, qui en sont, en quelque sorte, le support.

Cependant, cette interprétation n'est pas entièrement satisfaisante. Est-il certain que les prolans de l'urine de femme enceinte, pour lesquels les réactions protectrices sont particulièrement nettes, soient liés à des matières protéiques ? Les recherches de Bachmann (1935) ne sont pas en faveur de l'interprétation de Werner. Sans doute, en utilisant comme antigène l'extrait APL (extrait d'urine de femme enceinte) et comme sensibilisatrice celle que sont supposés contenir les sérums de lapines accoutumées à ce produit, Bachmann a bien constaté une faible déviation du complément. Le sérum de lapines traitées avec un extrait d'urine humaine mâle, qui n'a aucun effet gonadotrope, donne une réaction similaire. Mais ces réactions d'immunité persistent longtemps après la cessation du traitement, alors que le pouvoir antigonadotrope des sérums a déjà disparu. Il est donc peu probable qu'il y ait une relation nécessaire entre les deux sortes de phénomènes.

On ne comprend pas davantage pour quelles raisons il n'y a pas d'accoutumance à l'hormone gonadotrope auxogène de l'urine de femme ovariotomisée, tandis que cette accoutumance est régulière à l'égard de l'hormone gonadotrope crinogène de l'urine de femme enceinte. On ne saisit pas davantage pourquoi, en employant un même extrait de préhypophyse qui est à la fois thyréotrope et crinogène, on observe très régulièrement l'accoutumance au thyréotrope, plus rarement l'accoutumance au crinogène. Un même animal peut être accoutumé au thyréotrope, sans l'être au crinogène. Faudrait-il conclure des faits que l'hormone auxogène de l'UFO est libre de tout protéine, que l'hormone crinogène d'hypophyse est souvent sans liaison protéidique, tandis que celle d'urine serait toujours liée à une protéine hypothétique ? Faudrait-il admettre que, dans les extraits préhypophysaires, l'hormone thyréotrope serait toujours liée à des protéines ? C'est, en effet, ce qu'il faudrait déduire du comportement de ces diverses hormones, en ce qui concerne l'accoutumance.

Or, ces conclusions ne sont pas en accord avec ce qui résulte de la marche de la digestion ou de l'hydrolyse des extraits préhypophysaires polyvalents. C'est le crinogène qui disparaît le premier; le thyréotrope résiste beaucoup plus longtemps comme si la désintégration des albumines le laissait inaltéré; nous avons même constaté, dans ces conditions, une exaltation de son activité. Enfin l'auxogène se montre le plus résistant; il pourrait, en effet, être libre de combinaison avec des protéines.

Comme on le voit, le problème de l'accoutumance ne paraît pas résolu. Il appelle de nouvelles recherches, accompagnées d'une étude histologique sérieuse.

Sommaire.

I. — Un traitement prolongé par un extrait contenant l'hormone *thyréotrope*, préparé à partir de l'hypophyse de bœuf, entraîne une accoutumance qui se traduit par une augmentation du poids de l'animal et le retour de la glande à la structure de repos. Cependant, il persiste, pendant un certain temps, au moins, une légère augmentation du poids de l'organe.

II. — Parallèlement, se développe très régulièrement, dans le sérum des animaux traités, une propriété protectrice capable de neutraliser *in vivo* l'action d'un traitement thyréotrope. Cette action neutralisante apparaît vers le 19me jour du régime d'accoutumance.

III. — Un traitement prolongé par un extrait préhypophysaire de bœuf à action gonadotrope *crinogène* (lutéinisation) entraîne également un état d'accoutumance qui se traduit par la poussée de nouveaux follicules et, corrélativement, par la réapparition des cycles œstraux. Le premier rut se produit au bout de 36 jours en moyenne, ce qui indique des follicules mûrs vers le 32me jour. L'accoutumance au crinogène est donc beaucoup plus tardive que la réaction au thyréotrope. Il faut noter que les cobayes albinos répondent plus rapidement, en général, que les individus appartenant à d'autres races.

IV. — L'état des ovaires des femelles accoutumées diffère suivant leur âge. Chez les jeunes cobayes de moins de 500 gr., on observe la croissance d'un nombre anormalement élevé de follicules proches de la maturité, ainsi que cela s'observe après les traitements par

des extraits auxogènes (hormone de croissance folliculaire). Il ne se forme que peu ou pas de corps jaunes, malgré plusieurs ruts consécutifs. Chez les femelles plus âgées, cet effet auxogène manque; par contre, la formation de corps jaunes, en nombre normal, est la règle.

V. — Il semble que l'accoutumance à l'hormone crinogène s'accompagne d'une réaction de l'hypophyse de l'animal lui-même qui produirait moins de crinogène et davantage d'hormone auxogène. L'action de cette dernière devient apparente chez les jeunes femelles qui ont beaucoup de follicules aptes à répondre à son action excitatrice. Elle paraît incapable de se manifester chez les femelles plus âgées, dont les réserves en follicules ont été épuisées par la dégénérescence atrétique qui a frappé, pendant les deux premières semaines, leurs ovaires, sous l'influence du traitement crinogène.

VI. — Cette interprétation se trouve fortifiée par la constatation du fait que les sérums de femelles accoutumées, utilisés seuls, sont capables de stimuler les ovaires de femelles immatures et de provoquer la puberté précoce. Rien de semblable ne s'observe avec les sérums d'animaux témoins.

VII. — Si l'on tient compte du fait que les extraits préhypophysaires utilisés étaient à la fois crinogènes et auxogènes (action auxogène masquée par l'inhibition exercée par le crinogène), on voit qu'il n'y a pas eu d'accoutumance à l'égard de l'hormone auxogène sécrétée par l'hypophyse de l'animal lui-même. La formation de corps jaunes indique, de même, que si l'animal est accoutumé vis-à-vis de l'hormone crinogène de bœuf, il ne l'est pas à l'égard du crinogène provenant de sa propre hypophyse lorsque celle-ci le produit en quantité suffisante.

VIII. — L'accoutumance à l'hormone crinogène de bœuf *peut* s'accompagner de l'apparition, dans le sérum des animaux traités, d'une propriété protectrice, capable de neutraliser, *in vivo*, l'hormone crinogène de même origine. Toutefois, cette action protectrice peut manquer ou être très faible, même si l'état des ovaires indique un degré parfait d'accoutumance. Il semble que les femelles plus âgées soient plus capables que les très jeunes de produire, dans leur sérum, les substances protectrices correspondantes.

IX. — Les mélanges *in vitro* de sérums protecteurs et d'extraits thyréotropes et crinogènes n'ont pas réalisé de neutralisation des hormones, sauf dans deux cas.

X. — Les propriétés protectrices vis-à-vis du thyréotrope et du crinogène apparaissent aussi bien dans le sérum des mâles que dans celui des femelles. La présence des ovaires n'est donc pas nécessaire. A noter que les cobayes mâles répondent à l'hormone crinogène, alors que leur propre hypophyse ne sécrète pas cette hormone.

XI. — Les traitements prolongés par l'UFO, à action *auxogène*. n'entraînent aucune accoutumance; le sérum des animaux traités n'est pas protecteur vis-à-vis de l'hormone de même origine.

XII. Les faits paraissent, dans l'ensemble, en faveur d'une banale réaction sérique aux albumines étrangères qui accompagnent les hormones. Cependant, l'attention est attirée sur diverses particularités qui ne sont pas en accord avec cette conception.

AUTEURS CITÉS.

1934. Anderson, E. M. et J. B. Collip. *Serum inhibitory to the thyreotropic hormone.* Amer. Jour. Physiol., 109, p. 2.

1933. Anselmino K. J. et F. Hoffmann. *Darstellung, Eigenschaften und Vorkommen einer antithyreoiden Schutzsubstanz aus Blut und Geweben.* Klin. Wosch., 1933, I, p. 99-102.

1933. Aron M. *L'hormone hypophysaire excitosécrétrice des glandes génitales (gonadostimuline).* Arch. Anat. Hist. et Embryol., 15, p. 237-423.

1935. Bachman C. *Immunologic studies of anti-gonadotropic sera.* Proc. Soc. exp. Biol. Med., 32, p. 851-855.

1934. Bachman C., J. B. Collip et H. Selye. *Anti-gonadotropic Substance.* Proc. Soc. exp. Biol. Med., 32, p. 544-547.

1934. Bärtschi W. et K. Ponse. *La greffe d'ovaire chez le Cobaye mâle.* Bull. biol. France-Belgique, 68, p. 1-58.

1933. Blum F. *Über die antithyreoidalen Eigenschaften des Blutes und das zugrundeliegende Catechin.* Schweizer klin. Wochens., p. 777-781.

1931. Bourg R. *Recherches sur l'histophysiologie de l'ovaire, du testicule et des tractus génitaux du rat et de la souris.* Arch. Biol., 41, p. 245-341.

1934. Collip J. B. *Inhibitory hormones and the principle of inverse response.* Ann. int. Med., 8, p. 10-13.

1934. Collip J. B., H. Selye et D. L. Thomson. *Histological changes in the hypophysis produced by chronic administration of hypophyseal extracts.* Proc. Soc. exp. Biol. Med., 31, p. 682-683.

1934. Eitel H. et A. Loeser. *Die Verstärkung der antithyreoidalen Schutzkraft des Blutes durch das thyreotrope Hormon der Hypophyse.* Klin. Wochens., p. 1677.

1934. Eitel H. et A. Loeser. *Die Hemmung der Schilddrüsentätigkeit durch Tierblut.* Klin. Wochens., p. 1742-1744.

1935. Fluhmann C. F. *Species-specificity in production of anti-gonadotropic substances.* Proc. Soc. exp. Biol. Med., 32, p. 1595-1596.

1936. Guyénot E. *Action de l'UFO (urine de femme ovariotomisée) sur femelles de Cobayes hypophysectomisées.* C.R. Soc. Phys. Hist. nat. Genève, 53, p. 166-169.

1936. Guyénot E. et K. Ponse. *Action de l'UFO (urine de femme ovariotomisée) sur les femelles immatures et adultes de Cobayes.* C.R. Soc. Phys. Hist. nat. Genève, 53, p. 163-165.

1935. Guyénot E., K. Ponse, E. Dottrens. *Action physiologique et séparation des hormones auxogène, crinogène et thyréostimulante de l'hypophyse.* Arch. Anat. Hist. Embryo., 20, p. 16-218.

1933. GUYÉNOT E., K. PONSE, E. DOTTRENS, M. VALLETTE, I. TROLLIET. *Action des extraits alcalins d'hypophyse (lobe antérieur) sur le Cobaye.* Rev. suisse Zool., 40, p. 217-222.

1936. GUYÉNOT E., E. HELD et A. MOSZKOWSKA. *Sur l'accoutumance aux hormones préhypophysaires.* C.R. Soc. Phys. Hist. nat. Genève, 55, p. 10-12.

1936. —— *Production d'antihormones dans le sérum des animaux accoutumés.* C.R. Soc. Phys. Hist. nat. Genève, 55, p. 12-14.

1936. GUYÉNOT E., E. HELD, A. MOSZKOWSKA et H. DE STOUTZ. *L'urine de femme ovariotomisée ne contient que le facteur auxogène.* C.R. Soc. Biol., 122, p. 1152-1154.

1934. HEROLD, L. *Über den Gehalt des Schwangerenblutes an antithyreoiden Schutzstoffen.* Arch. Gynäk., 157, p. 103-109.

1932. LOEB L. *Schilddrüse, Jod und Hypophysenvorderlappen.* Klin. Wochens., 1932, II, p. 2121-2125 et 2156-2160.

1931. LOEB L. et H. FRIEDMAN. *Long continued injections of acid extract of anterior pituitary on thyroid gland and sex organs.* Proc. Soc. exp. Biol. Med., 29, p. 172.

1934. MARINE D., E. J. BAUMANN, S. H. ROSEN. *Effect of ascorbid acid on thyroid and suprarenals of guinea-pigs.* Proc. Soc. exp. Biol. Med., 31, p. 870-872.

1933. MC PHAIL M. K. *The effect on the reproductive organs of the rat of prolonged treatment with ovary-stimulating substances.* Jour. of Physiol., 80, p. 105-112.

1936. SCOWEN E. F. et A. W. SPENCE. *The effect of antithyreotropic serum on the thyroid gland of guinea-pigs traited with thyreotropic hormone.* Jour. of Physiol., 86, p. 109-116.

1934. SELYE H., C. BACHMAN, D. L. THOMSON et J. B. COLLIP. *Further studies on loss of sensitivity to anterior pituitary-like hormone of pregnancy-urine.* Proc. Soc. exp. Biol. Med., 31, p. 113-114.

1934. *a*) SELYE H., J. B. COLLIP et D. L. THOMSON. *Loss of sensitivity to anterior pituitary-like hormone of pregnancy-urine.* Proc. Soc. exp. Biol. Med., 31, p. 487-489.

1934. *b*) —— *Loss of sensitivy to the gonadotropic hormone of the hypophysis.* Proc. Soc. exp. Biol. Med., 31, p. 566.

1934. TWOMBLY G. H. et R. S. FERGUSON. *Protective substances in sera of animals injected with anterior pituitary-like hormone of teratoma testis urine.* Proc. Soc. exp. Biol. Med., 32, p. 69-71.

1936. WERNER S. C. *Antibody nature of refractoriness to injections of hypophyseal extracts containing thyreotropic hormone.* Proc. Soc. exp. Biol. Med., 34, p. 392.

1936. —— *Prolonged injections of a thyreotropic extract without development of refractoriness.* Proc. Soc. exp. Biol. Med., 34, p. 390.

EXPLICATION DES PLANCHES.

Planche 3.

Photographies de coupes à travers les ovaires de femelles de cobayes accoutumées aux hormones crinogène et thyréotrope par injections prolongées d'extraits de préhypophyse de bœuf.

Fig. 1. — Ovaire de la femelle 655, de 227 à 265 gr., traitée pendant 35 jours, autopsiée le 40me jour. (× 20.)

Fig. 2. — Ovaire de la femelle 652, de 207 à 325 gr., traitée pendant 38 jours, autopsiée le 41me jour. (× 20.)

Fig. 3. — Ovaire de la femelle 680, de 310 à 340 gr., traitée pendant 49 jours, autopsiée le 50me jour. (× 29.)

Fig. 4. — Ovaire de la femelle 679, de 205 à 340 gr., traitée pendant 50 jours, autopsiée le 50me jour. (× 20.)

Fig. 5. — Ovaire de la femelle 697, de 502 à 525 gr., traitée pendant 49 jours, autopsiée le 50me jour. (× 29.)

Fig. 6. — Ovaire de la femelle 699, de 630 à 650 gr., traitée pendant 49 jours, autopsiée le 50me jour. (× 29.)

Planche 4.

Fig. 7. — Ovaire de la femelle 826, de 160 gr., qui a présenté une transformation auxogène des ovaires et la puberté précoce après injection de 10 cm^3 de sérum de femelle accoutumée. (× 20.)

Fig. 8. — Ovaire de la femelle 774, de 150 gr., qui a présenté la transformation auxogène des ovaires et un début de rut après injection de 5,5 cm^3 de sérum de mâles accoutumés. (× 20.)

Fig. 9. — Ovaire de la femelle 837, de 150 gr., qui a reçu 11,5 cm^3 de sérum d'une femelle témoin, sans présenter aucune modification des ovaires ni aucune réaction vaginale. (× 20.)

Fig. 10. — Coupe à travers l'ovaire de la femelle 665, de 162 à 331 gr., traitée pendant 55 jours, autopsiée le 57me jour. (× 20.)

Fig. 11. — Coupe à travers le vagin de la femelle 826 dont l'ovaire est représenté fig. 7. Le vagin est en proœstre. (× 170.)

Fig. 12. — Coupe à travers le vagin de la femelle 838, de 154 gr., qui a reçu 13 cm^3 de sérum d'un mâle témoin. L'ovaire est resté infantile comme celui de la femelle 837 (fig. 9) et le vagin est tout à fait au repos. (× 170.)

Fig. 13. — Coupe à travers le vagin de la femelle 774 dont l'ovaire est représenté fig. 8. Début de proœstre. (× 170.)

PLANCHE 5.

Photographies de coupes de l'ovaire, de la thyroïde et du vagin de deux femelles dont l'une (nº 819) reçoit un extrait préhypophysaire et dont l'autre (nº 821) reçoit le même extrait mais, en plus, du sérum de mâles accoutumés.

FIG. 14. — Coupe à travers l'ovaire de la femelle témoin 819 qui a reçu un extrait préhypophysaire: forte transformation crinogène; faux corps jaunes à cellules hypertrophiées. (× 125.)

FIG. 15. — Coupe à travers le vagin de la femelle 819; état de diœstre. (× 170.)

FIG. 16. — Coupe à travers la thyroïde suractivée (25%) de la femelle 819, traitée par un extrait préhypophysaire. (× 200.)

FIG. 17. — Coupe à travers l'ovaire de la femelle 821, traitée par le même extrait que la femelle 819, mais protégée par le sérum de mâles accoutumés. Aucune réaction crinogène, follicules normaux. (× 125.)

FIG. 18. — Coupe à travers la thyroïde au repos (8%) de la femelle 821, protégée contre l'action thyréotrope par le sérum de mâles accoutumés. (× 200.)

FIG. 19. — Coupe à travers le vagin de la femelle 821 protégée contre un extrait crinogène par le sérum de mâles accoutumés. Au lieu de l'état de diœstre qui accompagne l'état crinogène, on note un début de proœstre. (× 170.)

PLANCHE 6.

Photographies de coupes de l'ovaire, de la thyroïde et du vagin de deux femelles dont l'une, nº 816, a été traitée par un extrait préhypophysaire crinogène et thyréotrope et dont l'autre, nº 815, a reçu, en plus, un sérum protecteur de femelles accoutumées.

FIG. 20. — Coupe à travers l'ovaire de la femelle 816 qui a reçu un extrait préhypophysaire: transformation crinogène, masse de faux corps jaunes à cellules hypertrophiées. (× 125.)

FIG. 21. — Coupe à travers le vagin de la femelle 816: diœstre. (× 170.)

FIG. 22. — Coupe à travers la thyroïde activée de la femelle 816. Les deux glandes pèsent 32% et sont fortement stimulées. (× 200.)

FIG. 23. — Coupe à travers l'ovaire de la femelle 815 qui a reçu le même extrait que 816, mais a été protégée par le sérum d'accoutumées. Ovaire non crinogène, à follicules normaux. (× 125.)

FIG. 24. — Coupe à travers la thyroïde (10%) de la femelle 815 qui a été complètement protégée contre l'hormone thyréotrope. (× 200.)

Fig. 25. — Coupe à travers le vagin de la femelle 815 protégée par injection de sérum de femelles accoutumées. Le vagin est au début du proœstre. (× 170.)

Planche 7.

Fig. 26. — Coupe à travers la thyroïde de la femelle 780 qui a été traitée par un extrait préhypophysaire thyréotrope: l'organe, qui pèse 25%, est fortement stimulé. (× 200.)

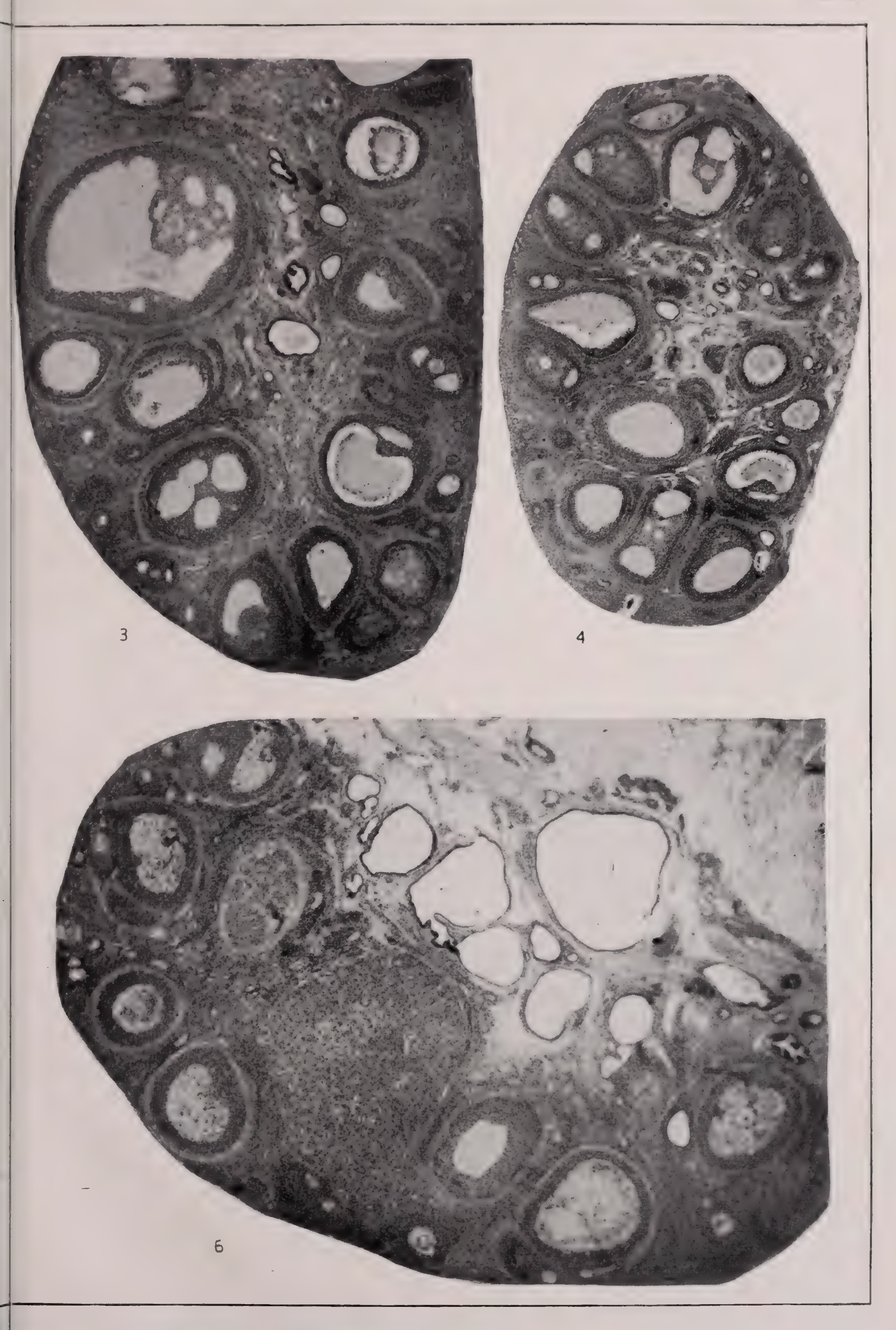
Fig. 27. — Coupe à travers la thyroïde de la femelle 779 qui, outre le même extrait préhypophysaire thyréotrope, a reçu du sérum de femelles accoutumées. L'organe, qui pèse 14%, est complètement protégé contre l'hormone thyréostimulante. (× 200.)

Fig. 28. — Coupe à travers la thyroïde de la femelle 738 qui a reçu un extrait préhypophysaire thyréotrope. Les glandes, qui pèsent 41%, sont très puissamment stimulées. (× 188.)

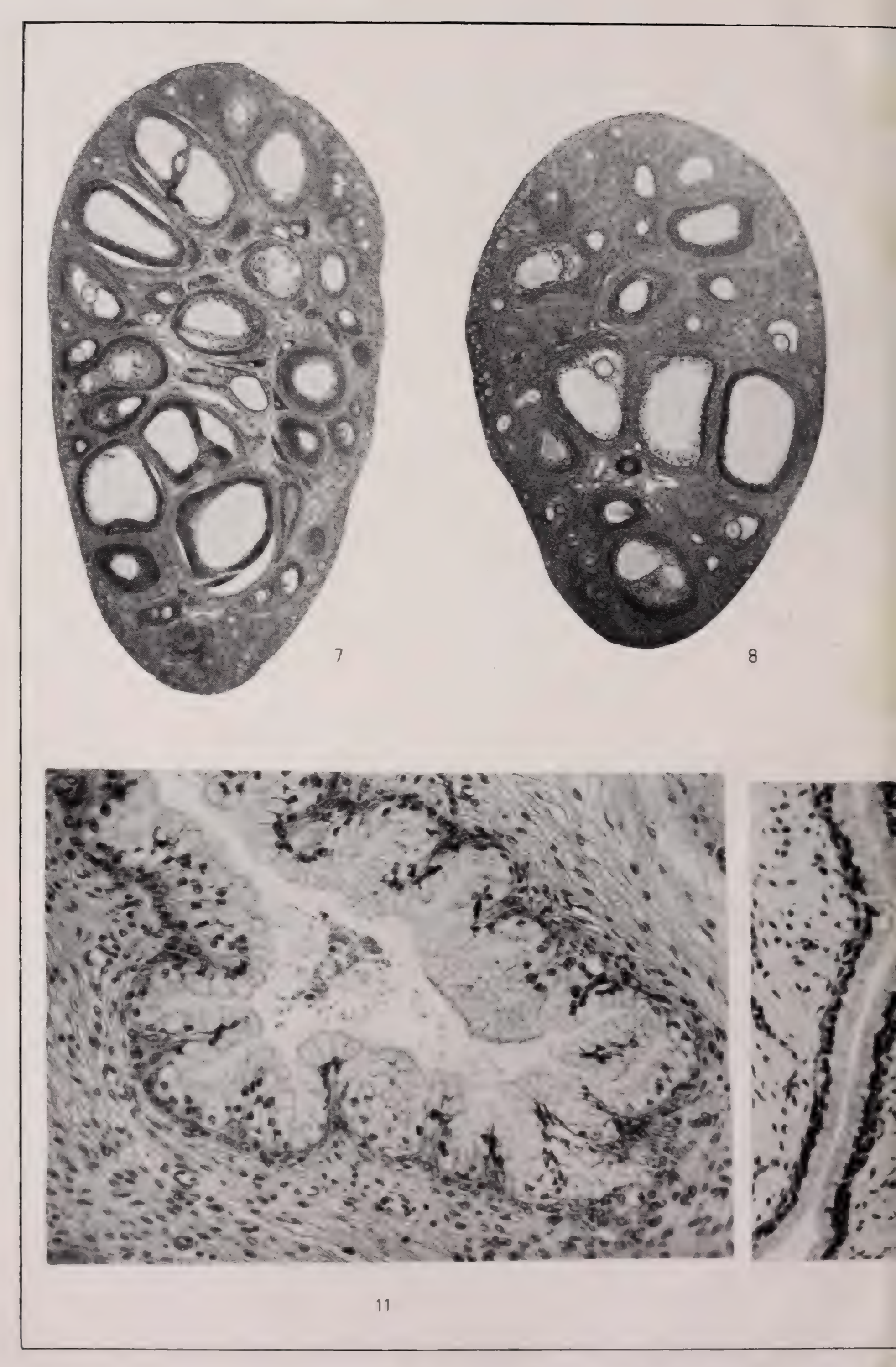
Fig. 29. — Coupe à travers la thyroïde de la femelle 737 qui a reçu le même extrait que la femelle 738 et, en plus, du sérum de femelles accoutumées. Les glandes, qui pèsent 13%, sont complètement au repos, protégées par le sérum contre la thryéostimuline. (× 188.)



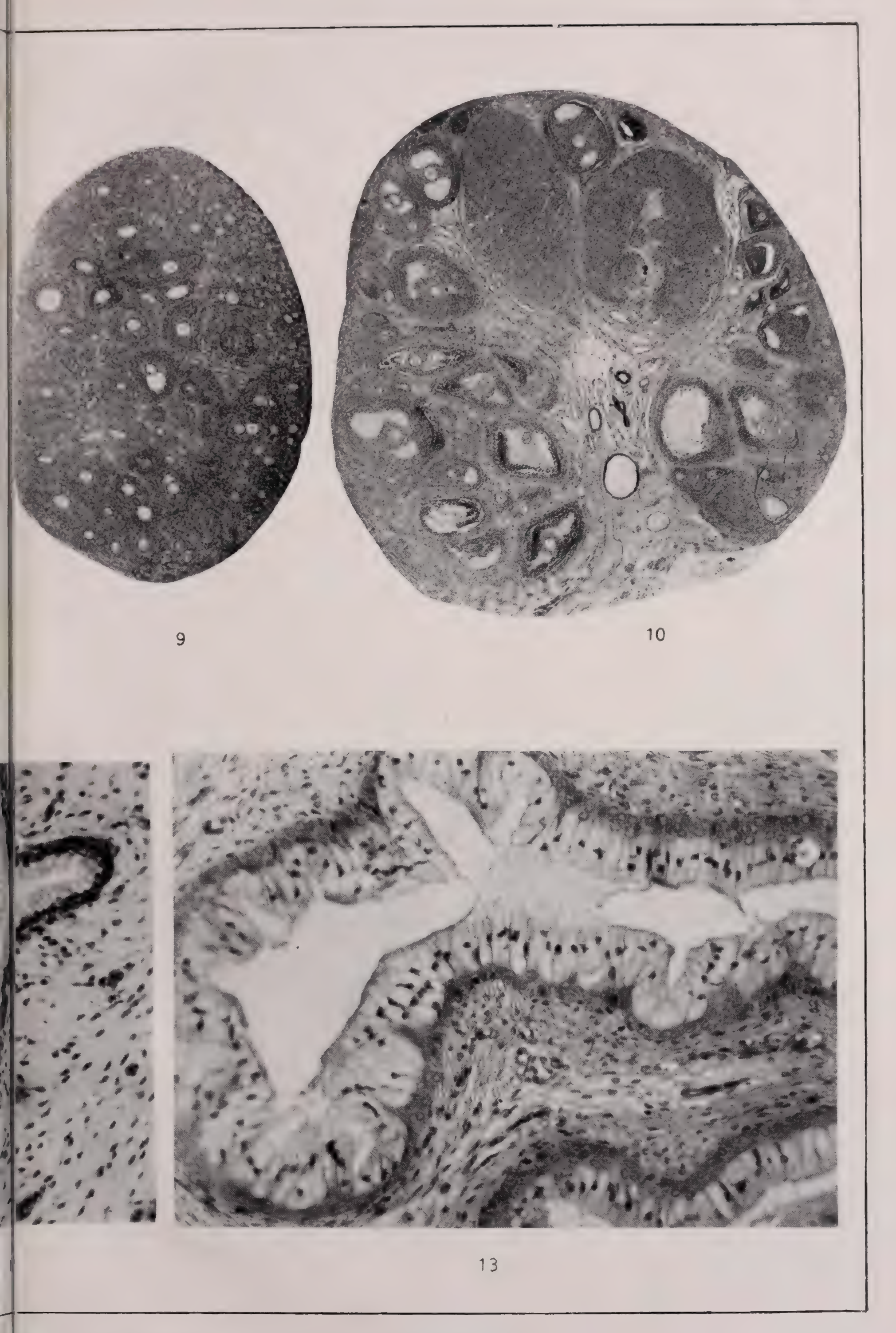
E. GUYÉNOT, E. HELD ET A. MOSZKOV



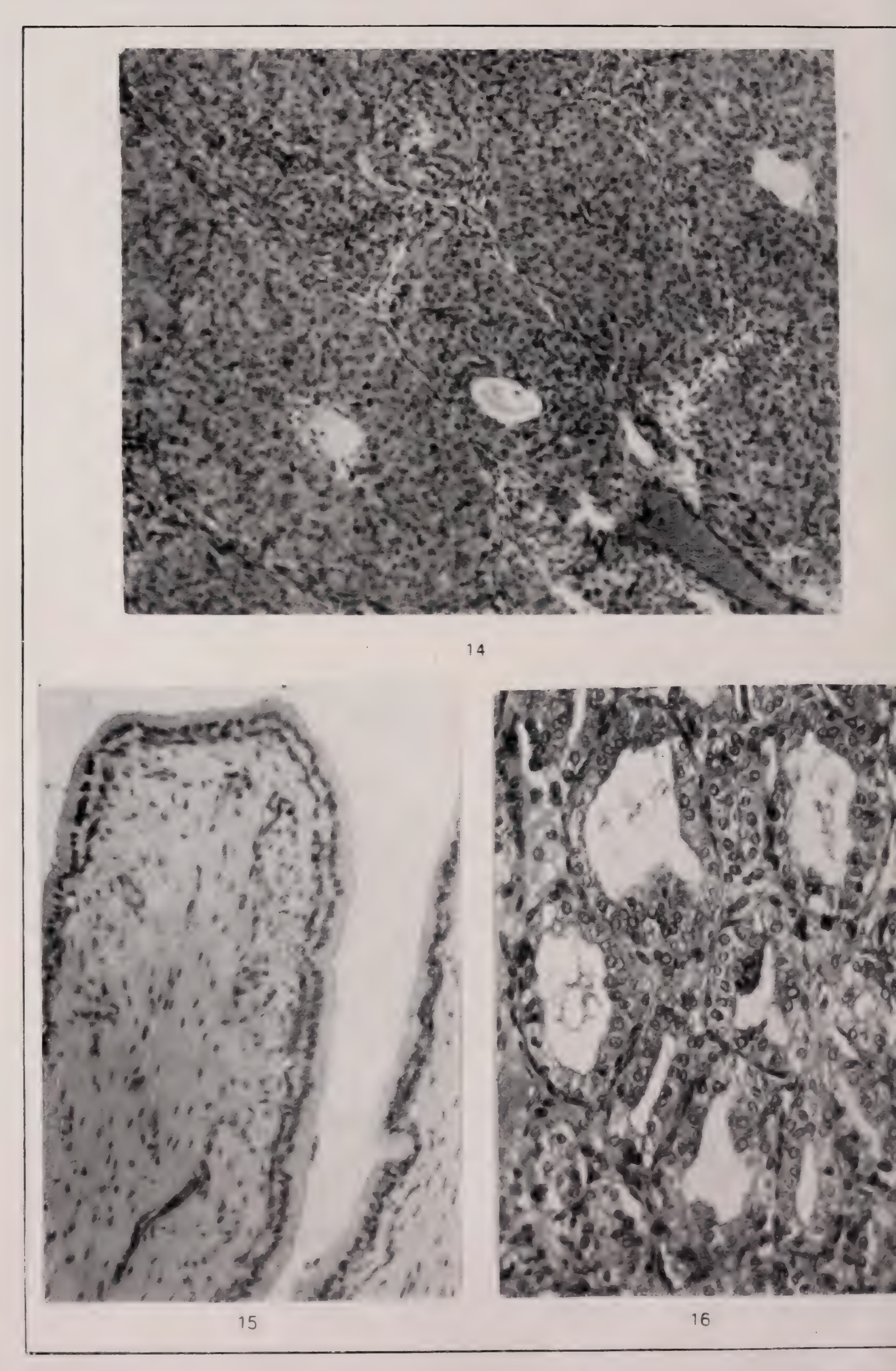
WKA. — HORMONES PREHYPOPHYSAIRES.



E. GUYÉNOT, E. HELD ET A. MOSZKOV



A. — HORMONES PRÉHYPOPHYSAIRES.

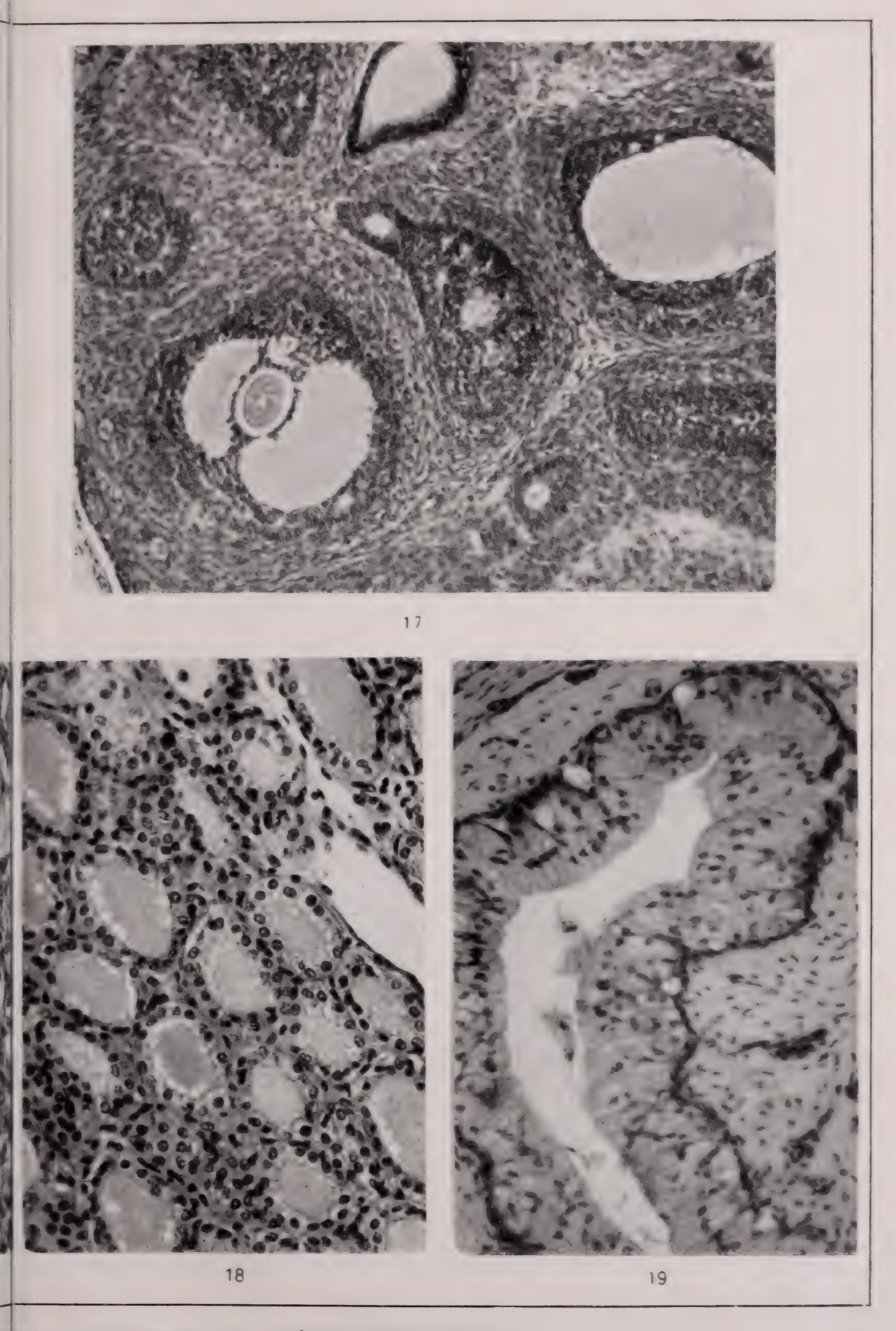


14

15

16

E. GUYÉNOT, E. HELD ET A. MOSZKOW

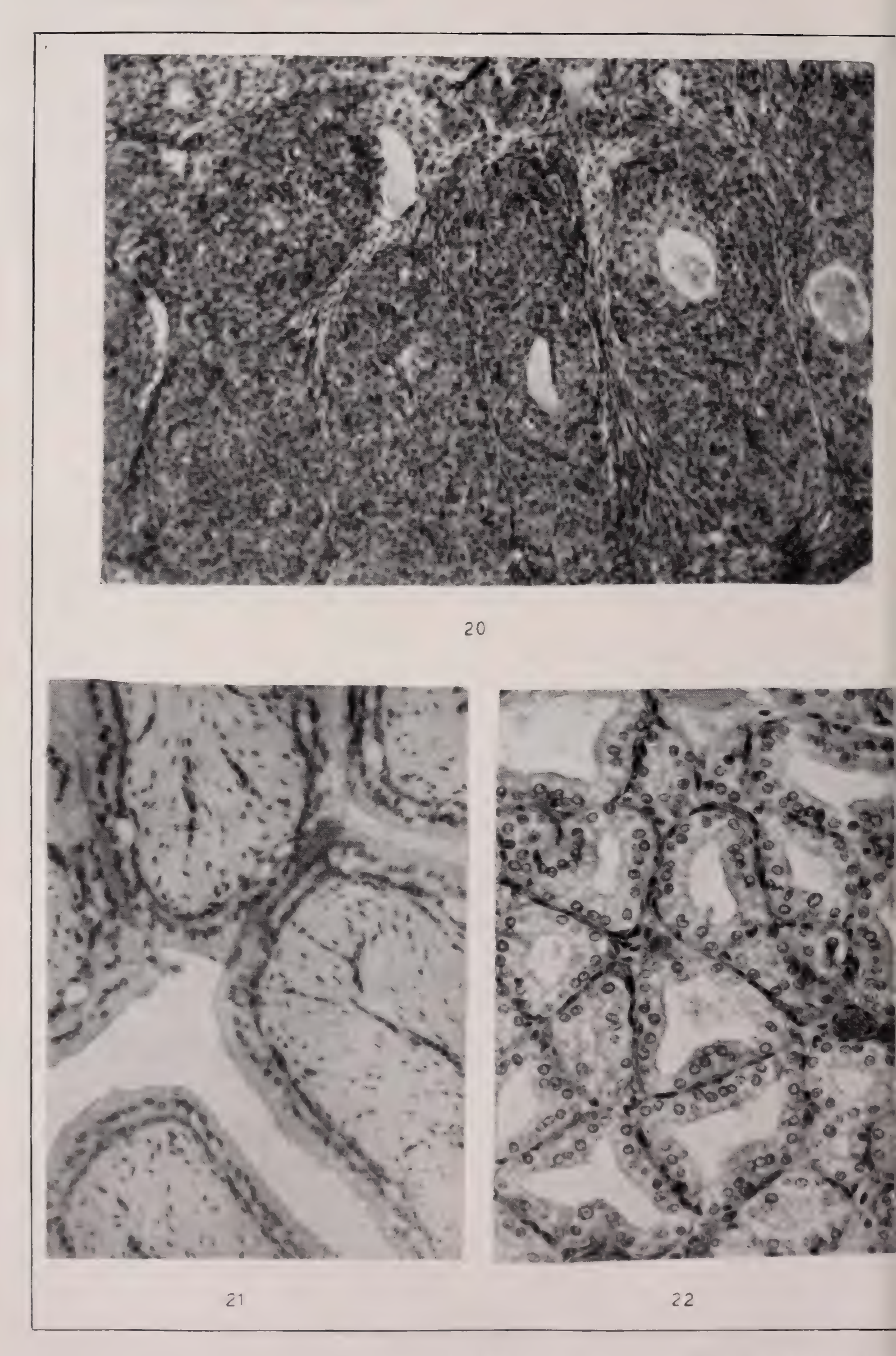


17

18

19

WKA. — HORMONES PRÉHYPOPHYSAIRES.

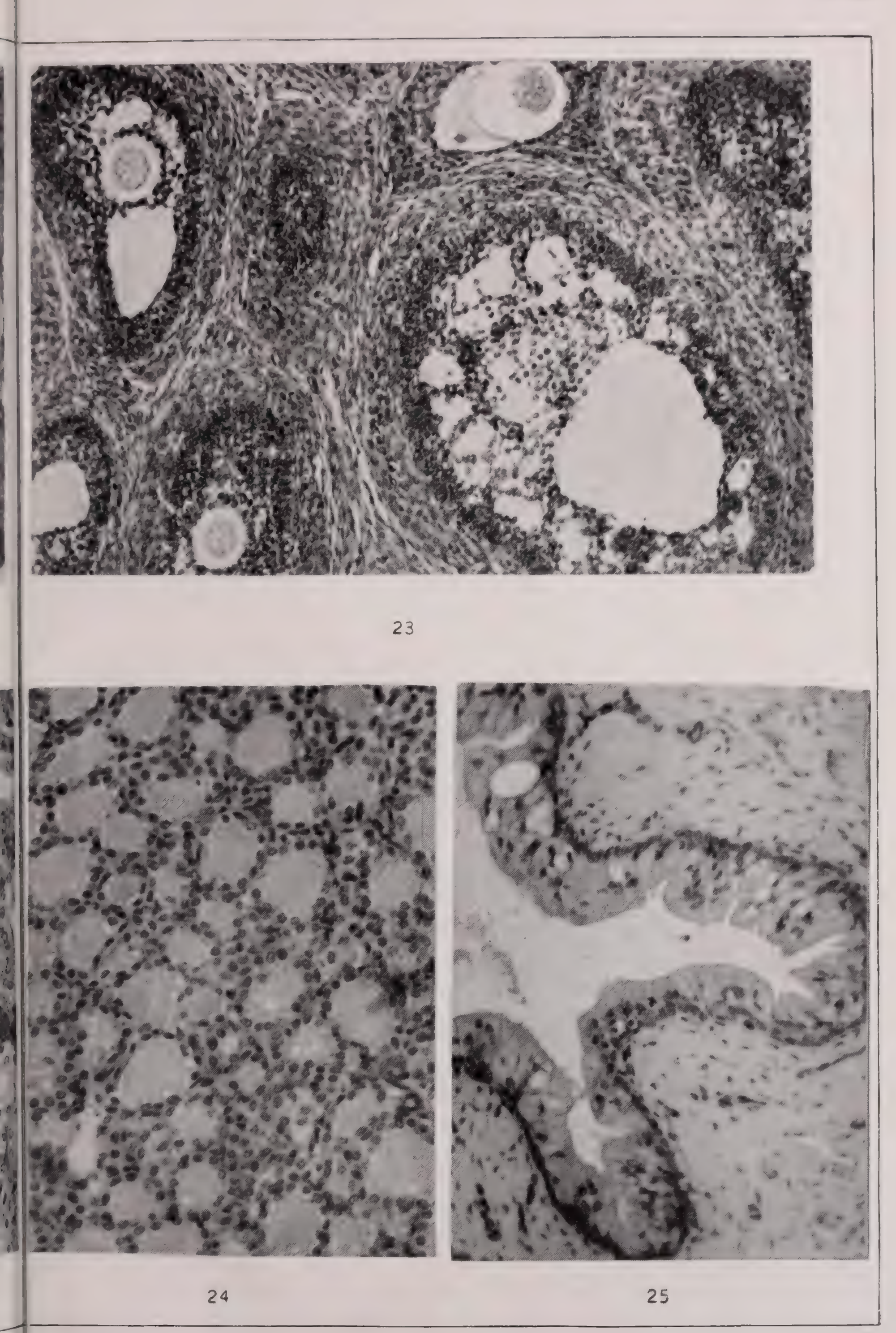


20

21

22

E. GUYÉNOT, E. HELD ET A. MOSZKOW

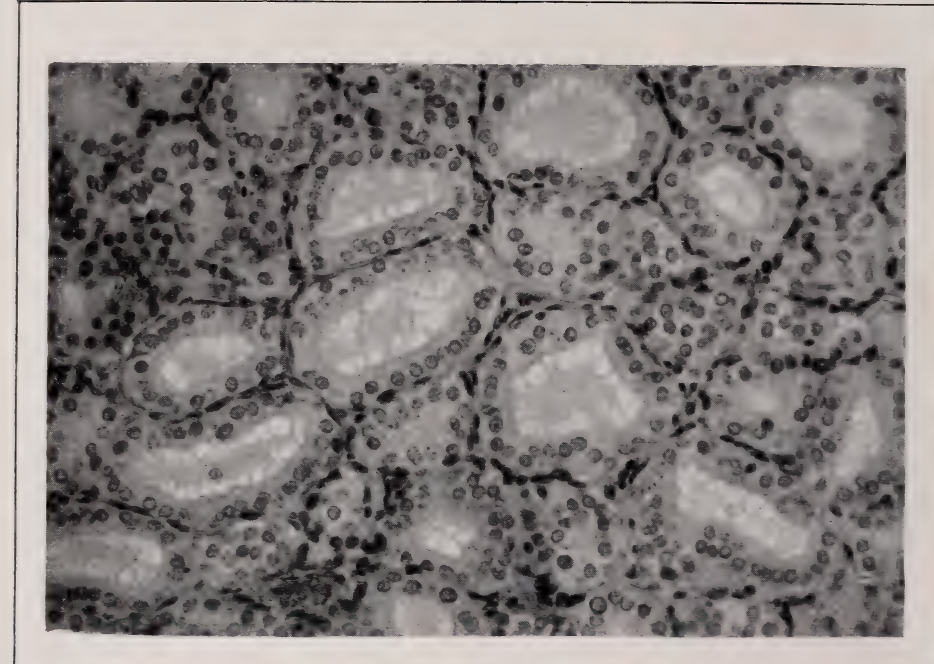


23

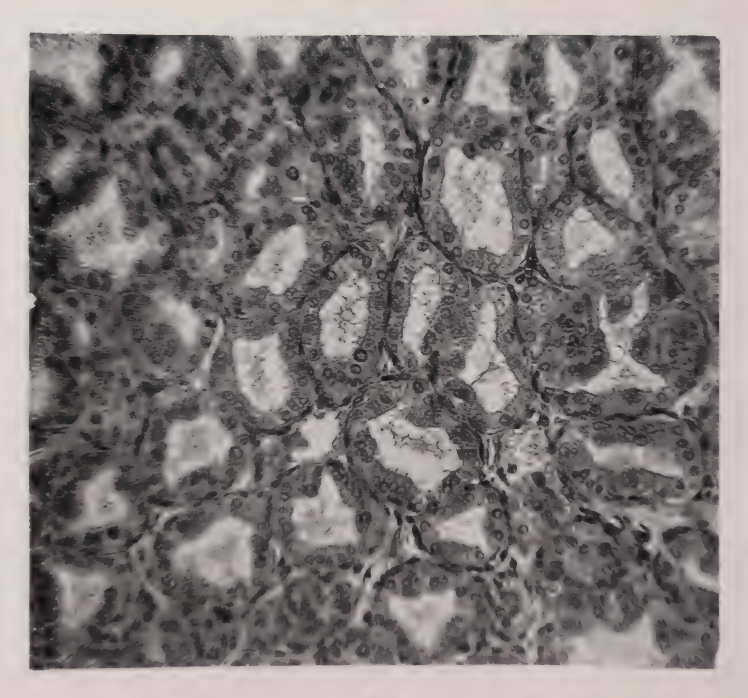
24

25

KOWSKA. — HORMONES PRÉHYPOPHYSAIRES.

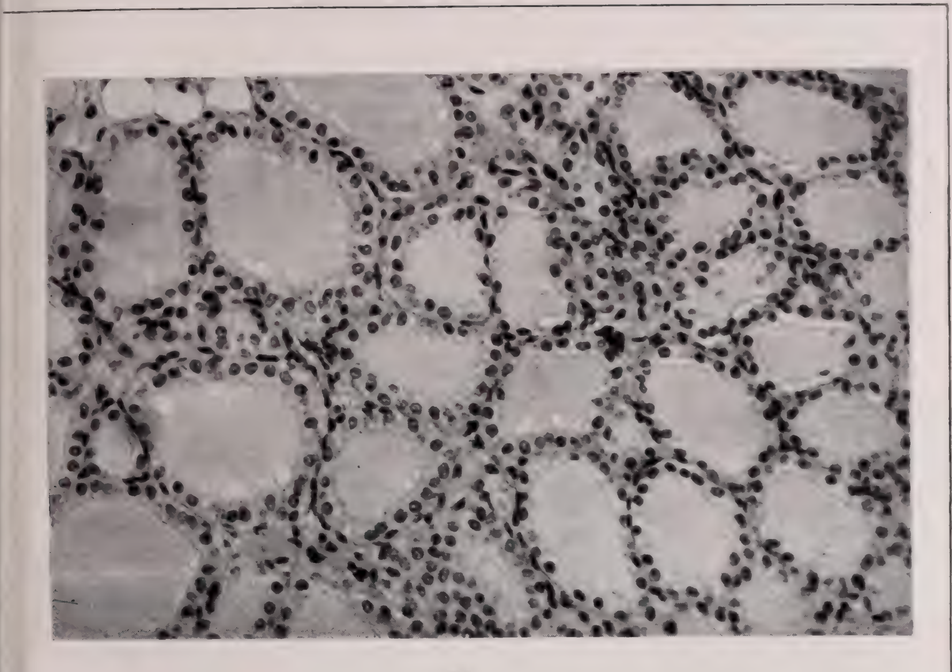


26

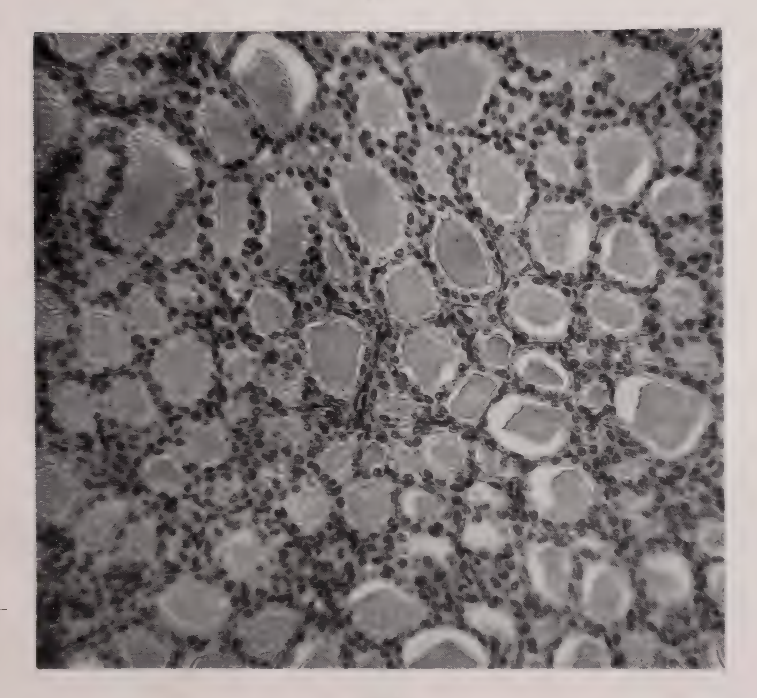


28

E. GUYÉNOT, E. HELD ET A. MOSZKO



27



29

Tome 44, nº 11. — Avril 1937.

La formule chromosomique de l'*Helix pomatia*

par

Jean-Louis PERROT et Max PERROT

Avec 2 figures dans le texte.

Historique et critique.

Dans les ouvrages actuels classiques traitant de cytologie (voir par exemple Wilson, « The cell in development and heredity », 1928), il est toujours question d'une race à 12 chromosomes (race univalente) et d'une race à 24 chromosomes (race bivalente).

En revisant consciencieusement et impartialement la bibliographie, on ne peut qu'être étonné des bases fragiles sur lesquelles a été établie cette assertion.

Notons tout d'abord qu'aucun des auteurs cités plus loin n'ont eu comme but précis la numération des chromosomes de cet *Helix* [1]. Bien au contraire, ils ont pour la plupart mis en avant certains chiffres approximativement établis par des observations fortuites sur des préparations non faites pour l'étude chromosomique.

D'après Platner (1886-89), Zimmermann (1891), von Rath (1892), Godlewski (1897), Bolles-Lee (1896-97) et Prowazek (1902), le nombre chromosomique réduit est 12.

Murray (1898), Ancel (1902-03), Tschassownikow (1905), Kleinert (1909), Bolles-Lee (1911) et Demoll (1912) parlent de 24, soit le double.

Nous trouvons dans l'étude de Naville (Revue suisse de Zoologie, 1923), une révision de la plupart des travaux de ces auteurs, qui montre éloquemment la confusion qui règne à ce sujet. Ici

[1] Sauf A. Naville, dont nous parlerons plus loin, qui insiste avec raison sur l'absolue nécessité de réaliser certaines conditions précises lors de numérations chromosomiques.

même nous aimerions seulement relever les textes et les figures des trois travaux qui peuvent être considérés comme les plus importants.

Ancel, dans son étude, remarquable à bien des égards, donne trois figures de trois coupes successives intéressant une prophase de cellule progerminative (?). Il compte 48 éléments. Dans un noyau probablement en pachyténie, Ancel prétend compter 24 anses chromatiques. Enfin, il donne une figure devant représenter une métaphase de première cinèse, figure qui ne peut être considérée comme le moins du monde démonstrative.

Kleinert, à côté de son sujet principal (spermatogénèse de l'*Helix hortensis* et *nemoralis*), donne une figure de métaphase de première division de maturation à 24 chromosomes d'*Helix pomatia*. Mais il saute aux yeux que ses dessins sont schématiques et ses numérations fort rares. Il est du reste difficile d'attribuer une grande valeur aux numérations fortuites effectuées par cet auteur sur l'*Helix pomatia*, étant donné que les résultats de Kleinert sur l'*Helix hortensis* et *nemoralis* ont été infirmés plus tard par Baltzer et par nous-mêmes.

Demoll compte 40 à 50 chromosomes dans les divisions goniales, mais comment ne pas douter de la valeur restreinte d'une telle observation lorsqu'on jette un coup d'œil sur la figure qu'il donne d'un stade semblable ? Quant à ses deux photographies de métaphases de première division, elles pourraient donner lieu à des interprétations différentes et le nombre de chromosomes semble bien être de 25 ou même de 26, plutôt que de 24. Voici le texte dans lequel Demoll parle de ses numérations: « Prowazek, der hier nur 11-16 Chromosomen zählte, wird hierdurch zur Ansicht geführt, dass es sich um 12 Tetraden handle. Worauf diese scheinbare Herabsetzung der Chromosomenzahl beruht, konnte ich nicht herausfinden. Schliesslich zählte ich nur die Chromosomen der Äquatorialebene, wenn diese in der Aufsicht zu sehen war. Hier kam ich dann auch regelmässig zu den Zahlen 23, 24 und 25. Ich nehme daher an, dass die Chromosomenzahl in den Spermatogonienteilungen 48 beträgt (ich zählte häufig zwischen 40 und 50) und dass wir in den Reifeteilungen wie überhaupt in den Spermatocyten die reduzierte Zahl von 24 haben. »

Sans vouloir nier la valeur réelle de certains travaux précités quant au sujet principal qu'ils traitent (spermatogénèse, évolution des éléments germinaux, etc.), il nous paraît raisonnable de ne pas

accepter les deux formules chromosomiques admises jusqu'à présent, vu le manque flagrant de données précises à cet égard.

Race à 18 chromosomes.

Le travail de A. NAVILLE (1923) est le seul qui ait été effectué dans le but d'établir la formule chromosomique de l'*Helix pomatia* par des numérations systématiques sur une grande échelle (250 numérations sur des noyaux prophasiques appartenant à 33 animaux différents, plus de 200 dessins).

Trois points sont à relever:

1° Le nombre haploïde est de 18.

2° Les deuxièmes cinèses de maturation étudiées sur deux animaux différents présentent 18 éléments groupés 2 par 2, chacun des éléments d'une paire étant plus proche de l'un des pôles. Les spermatides ne recevraient ainsi que 9 chromosomes.(?)

3° Dans certains *acini* de quelques animaux (5 sur 33), NAVILLE compte, dans des prophases de première division, 27 éléments.

OBSERVATIONS PERSONNELLES (1930-1936).

Les *Helix pomatia* employés pour notre étude provenaient de régions très diverses:

Genève (jardins de l'Université),
Pregny, Versoix (canton de Genève),
Jura français (région de Gex),
Valais (val Ferret, 2000 mètres d'altitude),
Fribourg (lac Noir, 1200 mètres d'altitude),
Saint-Gall (élevage),
Italie (élevage),
Basse-Autriche (Götzendorf),
Roumanie (Cluj),
New-York (élevage italien probablement).

A part les ovotestis des animaux d'élevage (exceptionnels) fixés au cours de l'hiver, toutes les glandes hermaphrodites ont été prélevées sur des *Helix* pris dans la nature de mai à juillet et fixés dans les liquides de ZENKER, de MANN et de FLEMMING.

Nos résultats sont d'une parfaite homogénéité.

De très nombreuses numérations effectuées sur des prophases tardives ou diakinétiques, sur des métaphases de première et de deuxième division de maturation et sur quelques anaphases ont toujours montré 27 éléments chromatiques dans la lignée mâle. Bien plus, une étude en cours entreprise par l'un de nous sur l'ovogenèse de l'*Helix pomatia*, montre que le nombre des chromosomes de la première division réductionnelle femelle est de 27. (Fig. 1 et 2).

Il nous semble donc pouvoir conclure d'après des documents irréfutables que 27 est bien le nombre chromosomique actuel de l'*Helix pomatia* ($2\ n = 54$).

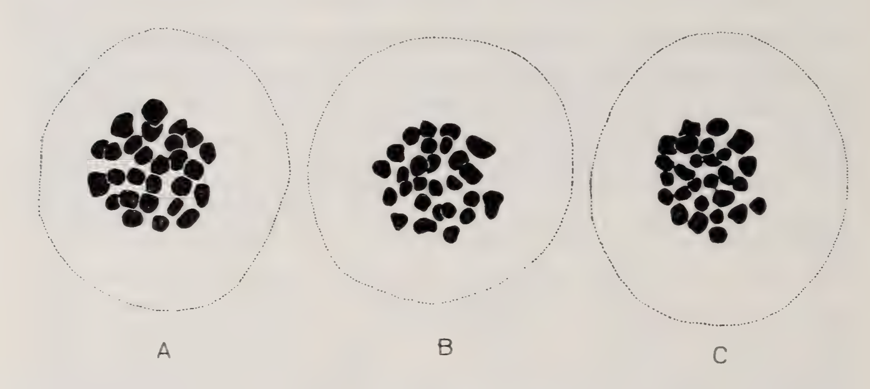


Fig. 1. — *Helix pomatia.*
A-B-C. Métaphases de première cinèse de maturation.
A = Hématoxyline. B-C = Feulgen. — Gross. 1750.

Discussion.

Une étude en cours sur une vingtaine d'Helicidés montre que la formule chromosomique de ce groupe oscille entre 22 et 30 (nombre haploïde).

Chez deux très proches parents de l'*Helix pomatia*, l'*Helix (Cryptomphalus) aspersa* et l'*Helix (Cantareus) aperta*, le nombre chromosomique est de 27.

Il semblerait logique d'admettre que la variété à 18 chromosomes étudiée par Naville est née de la race normale à 27. Mais pourquoi, malgré de très nombreuses recherches, ne retrouve-t-on plus cette variété ?

Deux hypothèses peuvent être faites pour expliquer l'apparition de la race à 18.

1° On peut faire intervenir la fusion de certains éléments. Le fait que certains acini des glandes étudiées par NAVILLE contenaient des prophases à 27 et que d'autres présentaient un nombre intermédiaire entre 18 et 27, mais avec éléments doubles ramenant la formule à 27 (exemple: 23 éléments globuleux + 2 en forme de

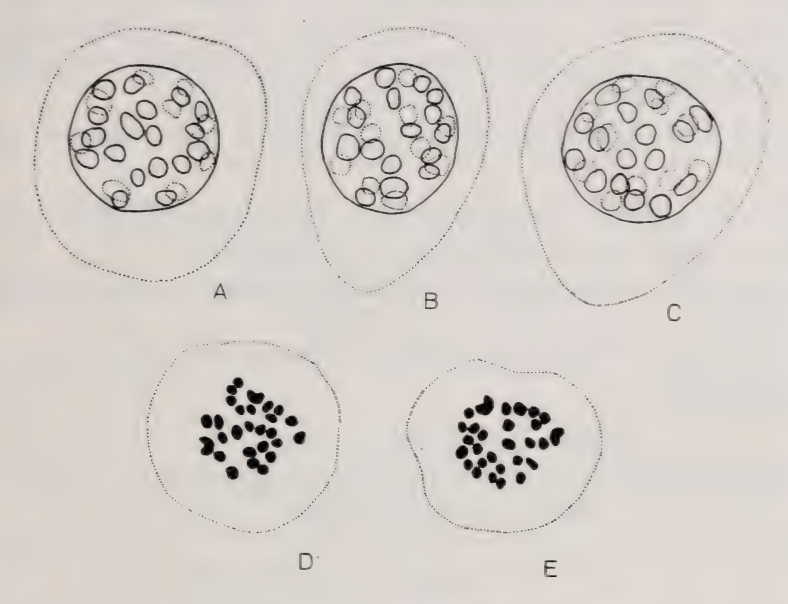


FIG. 2. — *Helix pomatia.*
A-B-C. Prophases de première cinèse de maturation.
A-B = Hématoxyline. C = Feulgen.
D-E = Métaphases de seconde cinèse de maturation. Hématoxyline.
Gross. 1750.

biscuit = 23 + 4 = 27), peut noùs permettre l'énoncé de cette hypothèse.

On pourrait faire intervenir aussi un blocage. M. NAVILLE, avec qui nous avons discuté, est tout prêt à l'admettre. Cependant, une question reste ouverte: Pourquoi ce blocage se serait-il fait si régulièrement ? (27-18).

Remarquons en passant qu'il n'est pas dit que la poussée germinale étudiée par NAVILLE chez des escargots d'élevage eut donné

une descendance (les secondes cinèses anormales en sont peut-être un indice).

2° La seconde hypothèse est basée sur le rapprochement que l'on est tenté de faire entre les nombres 18 et 27. L'idée d'une relation de polyploïdie vient naturellement à l'esprit.

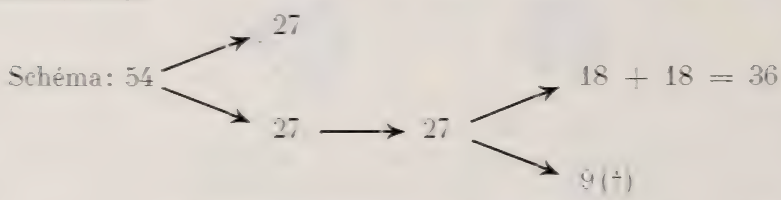
Ce phénomène, si peu fréquent chez les animaux, qui ne jouissent que rarement de la faculté d'autofécondation, à l'inverse des plantes, est précisément possible chez les Pulmonés. L'autofécondation, si elle n'est pas encore démontrée chez les Stylommatophores, n'en est pas moins probable, comme certaines recherches en cours semblent l'indiquer dans ce groupe.

Voici donc l'hypothèse que l'on peut faire pour expliquer la naissance de cette race à 18-36 chromosomes :

La race à 27-54 chromosomes (race normale) aurait donné par parthénogénèse des descendants à 27 chromosomes.

Ces individus, lors de leur réduction chromatique, auraient formé des gamètes à 18 (viables) et à 9 (léthals).

Par autofécondation (18 — 18), on obtiendrait la race à 18-36 chromosomes.



Réduct. Parthénog. Réduct. Fécondation.

Dans cette hypothèse, le génome est 9.
La race à 54 chromosomes est hexaploïde (6 × 9).
La race nouvelle à 36, tétraploïde (4 × 9).
Les individus nés par parthénogenèse, triploïdes (3 × 9).

Il serait fort intéressant de poursuivre systématiquement cette étude en examinant des ovotestis d'*Helix pomatia* d'origines encore plus diverses pour arriver peut-être une fois à une explication précise de l'apparition des cellules sexuelles à 18.

Un fait reste pour l'instant acquis. C'est que la formule actuelle de l'*Helix pomatia* est bien 27-54.

AUTEURS CITÉS.

1902. Ancel. *La réduction numérique des chromosomes dans la spermatogénèse d'Helix pomatia.* Bibl. anat., t. 11.

1903. —— *Histogénèse et structure de la glande hermaphrodite d'Helix pomatia.* Arch. de Biol., t. 19.

1913. Baltzer. *Über Chromosomen der Tachea hortensis, Tachea austriaca und der sogenannten einseitigen Bastarde T. hortensis, T. austriaca.* Arch. für Zellforsch., Bd. 11.

1897. Bolles-Lee. *Les cinèses spermatogénétiques chez l'Helix pomatia.* La cellule, t. 13.

1911. —— *La réduction numérique et la conjugaison des chromosomes chez l'Escargot.* La cellule, t. 27.

1912. Demoll. *Die Spermatogenese von Helix pomatia.* Zool. Jahrb., Suppl. 15, Bd. 2.

1897. Godlewski. *Sur la mitose multiple bipolaire pendant la spermatogénèse d'Helix pomatia.* Bull. Acad. Sc. Cracovie.

1930. Guyénot. *La variation et l'évolution*, t. I. Doin, Paris.

1909. Kleinert. *Die Spermatogenese von Helix nemoralis und hortensis.* Jen. Zeitschr., Bd. 45.

1898. Murray, cité par Brown-Harvey. *Journal of Morphology*, t. 34, nº 1.

1930. Perrot, Jean-Louis. *Chromosomes et hétérochromosomes chez les Gastéropodes pulmonés.* Revue suisse de Zool., t. 37.

1934. —— *A propos du nombre des chromosomes dans les deux lignées germinales du Gastéropode hermaphrodite Limnea stagnalis.* Revue suisse de Zool., t. 41.

1886. Platner. *Zur Bildung der Geschlechtsprodukte bei den Pulmonaten.* Arch. für mikrosk. Anat., Bd. 6.

1889. —— *Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Teilungserscheinungen.* Arch. für mikrosk. Anat., Bd. 33.

1902. Prowazek. *Spermatologische Studien.* Arb. zool. Inst. Wien und Triest, Bd. 13.

1923. Naville A. *Recherches sur la constance numérique des chromosomes dans la lignée germinale mâle d'Helix pomatia.* Revue suisse de Zool., vol. 30.

1892. von Rath. *Zur Kenntnis der Spermatogenese von Grillotalpa.* Arch. für mikrosk. Anat., Bd. 40.

1905. Tschassownikow. *Über indirekte Zellteilung bei der Spermatogenese von Helix pomatia.* Anat. Hefte, Bd. 29.

1928. Wilson, E. B. *The cell in development and heredity.* Mac Millan.

1891. Zimmermann. *Über die Kernteilung bei der Spermatogenese von Helix pomatia.* Verhandl. Anat. Gesellsch., Bd. 5.

Tome 44, nº 12. — Avril 1937.

Résultats de la Mission scientifique suisse en Angola
(2me voyage) 1932-1933.

Fourmis angolaises

par le

Dr. F. SANTSCHI

Avec 48 figures dans le texte.

I. INTRODUCTION.

Au retour de la deuxième Mission scientifique suisse en Angola (1932-1933), M. le Dr A. Monard a bien voulu me confier l'étude des Formicides qu'il en avait rapporté. J'ai entrepris cette étude avec d'autant plus d'intérêt que j'avais déjà travaillé celles recueillies lors de la première Mission suisse (1928-1929) dans la même colonie et dont les résultats ont paru sous le nom de « Formicides de l'Angola » dans la Revue suisse de Zoologie, Vol. 37, 1930. C'est pourquoi je considère le présent travail comme une suite ou un complément. Pour éviter les répétitions, la liste des espèces et la bibliographie qui figurent ici s'ajoutent simplement à celles de 1930 qu'il faut également consulter.

La collection de Formicides rapportée par la deuxième mission suisse comprend 104 formes différentes dont 31 sont des stirpes (race ou sous-espèce) et 40 des variétés; mais en ne comptant que les formes strictement différentes, on a 83 espèces, 9 stirpes et 12 variétés.

Sur ces 104 formes, 55, soit plus de la moitié des chasses de M. Monard, n'étaient pas encore signalées pour l'Angola; de celles-ci 28 sont nouvelles pour la science, réparties en 7 espèces, 7 stirpes et 14 variétés; quant aux 27 autres formes déjà connues

mais nouvelles pour cette colonie, il y a 21 espèces, 1 stirpe et 5 variétés.

Lors de la première mission, M. Monard avait déjà rapporté 73 formes différentes dont 15 espèces, 10 stirpes et 14 variétés, soit 39 formes non alors cataloguées pour l'Angola. Sur ces 39 formes, 17 étaient nouvelles, soit: 5 espèces, 4 stirpes et 8 variétés.

Si, aux 137 formes de ma liste de 1930, on ajoute 6 formes omises et qui font partie de la présente liste, 2 espèces nouvelles provenant des chasses de M. J. Cruchet, et les 55 formes nouvelles du deuxième voyage, on a un total de 200 formes actuellement connues pour l'Angola. Or de ces deux voyages, M. Monard a rapporté 39 + 55 = 94, soit le 0,47 % des formes nouvelles pour la colonie, ce qui représente un magnifique résultat.

Or ce résultat est d'autant plus intéressant que M. Monard était extrêmement occupé par d'autres recherches. Il démontre en même temps la richesse myrmécologique de l'Angola. Cette colonie peut au point de vue des Formicides se diviser en deux zones dont l'une, tropicale, occupe environ le tiers nord où sa faune se confond avec la congolaise voisine, et l'autre, dans le reste du pays, s'apparente à l'australe, où l'on est surpris de trouver des formes ayant plus d'affinités, sinon identiques, avec celles de l'Afrique orientale plutôt qu'avec celles de l'Afrique occidentale. Ainsi la ligne de démarcation entre les faunes orientale et occidentale de l'Afrique passerait vers le centre de l'Angola. L'extrême rareté des Dolichoderines signalée en 1930 se confirme encore cette fois [1].

---

[1] Ces réflexions s'appliquent aussi, ainsi que nous le démontrerons, à l'ensemble de la faune angolaise, notamment aux Mammifères, Oiseaux, Reptiles, Scorpions, Solifuges (Note du Dr A. Monard).

II. LISTE DES 63 ESPÈCES, STIRPES ET VARIÉTÉS NOUVELLES POUR L'ANGOLA ET COMPLÉTANT CELLE DE 1930 [1].

Ponerinae.

+ *Platythyrea conradti* Em.
— *Centromyrmex constanciae* Arnold v. *angolensis* Sants.
+ *Ophthalmopone berthoudi* For.
+ *Megaponera foetens* Fab. v. *termitivora* Sants.
— » » » v. *subpilosa* Sants.
+ *Euponera (Brachyponera) sennaarensis* Mayr.
+ » *(Xiphopelta) elisae* For. v. *rotundata* For.
= *Ponera cognata* Sants.

Dorylinae.

— *Dorylus (Dorylus) spininodis* Em. st. *longiceps* Vieh. v. *punctus* Sants.

Pseudomyrmicinae.

= *Sima natalensis* Em. st. *cuitensis* For.
— » » » » » » v. *quaniama* Sants.
+ » *anthracina* Sants.
— » *monardi* Sants.

Myrmicinae.

+ *Pheidole minima* Mayr.
+ » *corticicolis* Mayr.
— » *megacephala* For. v. *duplex* Sants.
= » *crassinoda* Em. v. *cubangensis* For.
+ » » » v. *pluto* Arnold.
— » *schultzei* For. v. *ebangana* Sants.

---

[1] Explication des signes:
+ désigne: forme nouvelle pour l'Angola, récoltée par M. Monard.
— » forme nouvelle pour la science, récoltée par M. Monard.
= » forme omise dans la liste de 1930.
× » espèce nouvelle récoltée par J. Cruchet.

+ *Monomorium (Notomyrmex) moestum* Sants.
— » *(Xeromyrmex) bicolor* Em. st. *personatum* Sants.
— » Id., v. *bimaculatum* Sants.
— » Id., v. *impuriceps* Sants.
— » *(Xeromyrmex) bicolor* Em. st. *dictator* Sants.
— » » » » st. *ebangaense* Sants.
— » » *monardi* Sants.
— » *(Monomorium) springvalense* For. v. *borlei* Sants.
— » *(Lampromyrmex) minutissimum* Sants.
— *Myrmica natalensis* Sm. v. *obscuriceps* Sants.
+ » *irregularis* Sants.
+ *Crematogaster (Acrocoelia) castanea* Sm. v. *simia* For.
+ » » » » st. *busschodtsi* Em.
+ » » *capensis* Mayr st. *tropicorum* For.
+ » *(Sphaerocrema) bequaerti* For. v. *semiclara* Sants.
× *Aneleus paetus* Sants.
× *Pheidologeton aberrans* Sants.
+ *Ocymyrmex weitzeckeri* Em.
— *Triglyphothrix monardi* Sants.
— » *guillodi* Sants.
— » » » v. *mus* Sants.
+ *Xiphomyrmex weitzeckeri* Em.
— *Tetramorium quadrispinosum* Em. st. *elegans* Sants.
[v. *benguelense* Sants.
— » » » st. *hertigi* Sants.
+ » *microgyna* Sants.
+ *Cataulacus huberi* For. st. *herteri* For.
+ » *rugosus* For. st. *subrugosus* Sants.
= *Strummigenys (Cephaloxys) escherichi* For. st. *cognata* Sants.

Formicinae.

— *Acantholepis capensis* Mayr v. *subopaciceps* Sants.
+ » » » v. *validiuscula* Em.
+ » *elevata* For.
— » *angolensis* Sants.
— » *ngangela* Sants.
— » *alexis* Arnold st. *dulcis* Sants.
— » *arnoldi* For. st. *mota* Sants.

= *Camponotus (Myrmoturba) maculatus* F. st. *hieroglyphicus* Sants.
= » » » » st. *pictiventris* Mayr.
— » » » » st. *abjectus* Sants.
+ » » *solon* For.
+ » *(Myrmosericus) vestitus* Sm. v. *anthracinus* Sants.
— » *(Myrmotrema) avius* Sants. v. *hertigi* Sants.
+ » » *confluens* For. v. *becquaerti* For.
+ » *(Orthonotomyrmex) scabrinodis* Arnold.
— *Polyrhachis (Myrma) militaris* F. st. *cupreopubescens* For.
[v. *nkomoensis* For.

III. LISTE ALPHABÉTIQUE DES LOCALITÉS AVEC DATES.

Bimbi, X. 32, 110 km. N. de Nova-Lisboa.
Cucala = Kukala = Kalukembé, 40 km. O. de Caconda.
Ebanga, XI.-XII. 32, 30 km. N. de Ganda.
Elende, XI. 32, 17 km. N. de Cuma.
Forte Roçadas, VII. 33, sur le Kunéné.
Humbi, VI. 33, sur le Kunéné.
Indungu, VIII. 32, 30 km. S. de Vila-da-Ponte.
Kalukembe = Kukala = Caluquembe, XII. 32-I. 33, voir Cucala.
Kambisa et Kampulu, région de Kasinga, VII. 32, 80 km. S. de Vila-da-Ponte.
Kâmba, VI. 33, sur le Kunéné.
Kapunda, IV. 33, ruisseau à l'Ouest de Ndongo.
Kuandu, IV. 32, 20 km. E. de Nova-Lisboa.
Kangela, VII. 32, sur le Kului, à 30 km. de Cassinga.
Kapelongo, V. 33, sur le Kunéné.
Kului sup., Kandingu, VI, 32, à 99 km. O. de Vila-da-Ponte.
Kuvangu, IV.-V., VI.-VII. 32-I.-II. 33, ou Vila-da-Ponte.
Kuvelai, VIII. 32, rivière.
Lunda, région de Dala sur le Tyihumbwe sup., IX. 32.
Mulondo, VI. 33, sur le Kunéné.
Mukoti, V. 32, 50 km. N.-O. de Vila-da-Ponte.
Mupa, IX. 33, 100 km. N. de V. Pereira de Eça.
Mupanda, VII.-VIII. 33, 10. km. S. de V. Pereira de Eça.
Osi, IX. 33, près Ndongo, 50 km. O. de Vila-da-Ponte.
Sangévé, I.-II. 33, 120 km. S. de Nova-Lisboa.
Vila-da-Ponte (Kuvangu), sur le fleuve Kuvangu (Cubango).

IV. LISTE ET DESCRIPTION DES ESPÈCES RÉCOLTÉES PAR LE DOCTEUR A. MONARD.

Sous-famille **Ponerinae** Lep.

Platythyrea lamellosa Rog. st. *suturalis* For.

Ebanga, 4 ☿.

Correspond bien à la description de Forel sauf que la tête est nettement plus longue que large et non carrée.

Platythyrea crucheti Sants.

Kapunda, 1 ☿ (148); Kambisa, 1 ☿ (7); Indungu, 1 ☿ (65), ces deux dernières un peu plus grandes que le type.

Platythyrea conradti Em.

Elende, 1 ♂.

Centromyrmex constanciae Arnold v. *angolensis* n. v.

☿ La tête est plus longue que chez *arnoldi* Sants. et même un peu plus longue que dans le dessin qu'Arnold donne du type dans sa description originale (1915-1922, pl. II, fig. 14). La différence porte surtout sur les mandibules un peu plus larges, dont le bord denté est rectiligne et denticulé jusqu'à sa base tandis que chez le type le 5me ou 6me basal est inerme et légèrement concave. Le corps est un peu plus robuste et la sculpture un peu plus accusée, du reste semblable.

Sangévé, 1 ☿ (2).

Paltothyreus tarsatus Fab. v. *medianus* Sants.

Mukoti, ☿; Lunda, ☿; Indangu, 2 ☿ (166).

Ophthalmopone berthoudi For.

Kuvelai, 1 ☿ (194); 2 ☿ (29); Kukala (J. Cruchet), 1 ☿.

Megaponera foetens F. v. *crassicornis* Gerst.

Ebanga, ☿ (83-71-13).

Kuvangu (mai 1932), ☿. Individu en mauvais état dont les antennes et la pilosité du dos manquent, peut-être frotté, sinon cet individu se rapporterait à la variété *rapax* Sants.

v. *termitivora* Sants.

Elende, ☿ (167).

v. *subpilosa* n. v.

Cette variété se caractérise chez la grande ouvrière par la pilosité des tibias disposée comme chez le type *foetens*, c'est-à-dire implantée irrégulièrement et non en frange, mais elle est bien moins abondante que chez le type et manque presque sur les cuisses. En outre l'épistome est couvert d'une dense pubescence jaune grisâtre qui tranche avec le reste de la tête. La pilosité de dos du thorax est moins abondante que chez le type et plus que chez *termitivora*. L'écaille est conformée comme chez le type *foetens* ou légèrement moins élevée. Chez les petites ouvrières, la pilosité des tibias, bien que plus rare, est disposée comme chez la grande. L'épistome n'est pas pubescent mais cette pubescence commence à apparaître chez les ouvrières de taille moyenne.

Ebanga (42), quelques ☿. M. Monard écrit que le nom indigène en ngangela de cette espèce est *zindjerulu*.

Bothroponera soror Em.

Sangévé, 3 ☿; Indungu, ☿; Ebanga, 2 ☿.

Euponera (Brachyponera) sennaarensis. Mayr.

Mupa, ☿.

Euponera (Xiphopelta) elisae For. st. *rotundata* For.

Ebanga (159).

Outre l'épine médiane de l'épistome, le sous-genre *Xiphopelta* se distingue du sous-genre *Mesoponera* par le premier article du funicule plus long que le suivant.

Sous-famille **Dorylinae** Leach.

Dorylus (Rhogmus) fimbriatus Shuch.

Kuandu, 1 ♂, fait passage à la v. *laevipodex* Sants. de l'Afrique orientale.

Indungu, 1 ♂.

Dorylus (Dorylus) spininodis Em. st. *longiceps* Vieh. v. *punctus* Sants.

(1933. Contribution à l'étude des fourmis de l'Afrique tropicale. Bull. et Ann. Soc. Ent. Belge, LXXIII, p. 97).

Lunda sur le Tyihumbwe, plusieurs ☿ (nº 183). Chez les grandes ouvrières, la dent sous-pétiolaire est aussi développée que chez *spininodis* dont elle diffère surtout par la tête beaucoup plus étroite, la taille plus faible, et de *longiceps* par la ponctuation plus dense. Le type de la v. est de Kassaï (Congo belge).

Dorylus (Anomma) nigricans Il. st. *molestus* Gers.
Lunda, ☿; Kuvangu, 5 ☿.

Sous-famille **Pseudomyrmicinae** Wheel.

Sima natalensis Em. st. *cuitensis* For. v. *quaniama* n. v.
☿. Long: 6^{mm},5 à 7^{mm},5. Diffère de *cuitensis* For. par les articles du funicule dont seuls les 3 et 5 sont nettement plus larges que longs, les suivants aussi longs ou plus longs qu'épais (bien plus épais chez *cuitensis*). Mandibules de 4 dents, les 3 antérieures subégales et sur un plan transversal, la 4me un peu sur le bord interne mais moins que chez *natalensis*. La suture méso-métanotale est concave et beaucoup plus faible que la promésonotale; la méta-épinotale est effacée de façon que les métanotum et épinotum sont confondus. Pétiole comme chez *cuitensis*.
Kapunda; Kuvangu, 1 ☿ type; Kâmba, 1 ☿ (120).

Sima anthracina Sants.
Lunda sur le Tyihumbwe, 2 ☿.

Sima monardi n. sp. (fig. 13-14).
☿. Long: 11^{mm}. Noire. Moitié distale des mandibules, antennes, suture latérale du pronotum, pédicule du pétiole d'un roux brunâtre. Trochanters, genoux et tarses plus jaunâtres. Des taches sur le milieu du bord postérieur des tergites du gastre jaunâtres. Densément et finement réticulée ponctuée avec des points épars surajoutés. Cette sculpture plus forte est mate sur la tête et le thorax avec de courtes rides et des points vers l'angle antérieur de la tête. Plus faible et submate ou un peu luisante sur l'abdomen. Pilosité dressée, claire, fine, moyennement allongée, clairsemée sur le corps, les scapes et les tibias, plus longue au bord de l'épistome et sur les derniers segments du gastre. Pubescence très courte, oblique, un peu espacée.

Tête rectangulaire, un sixième plus longue que large avec les yeux,

ceux-ci d'un tiers plus grands que leur distance au bord antérieur de la tête et plus du double plus grand que l'intervalle qui les sépare de l'angle postérieur de la tête. Les arêtes frontales peu divergentes, atteignant le tiers antérieur du niveau des yeux. Les lobes frontaux s'avancent sur l'épistome; le milieu de celui-ci fait un léger lobe arqué et denticulé. Les mandibules striées armées de 3 dents subégales et d'un denticule reculé sur le bord interne. Le scape n'atteint pas le milieu des yeux. Articles 3 à 8 du funicule un peu plus longs qu'épais, les autres nettement allongés. Pronotum bordé, trapézoïdal, plus large devant que derrière et que long. Suture promésonotale et méso-métanotale arquée. La suture méta-épinotale à peine indiquée. Les métanotum et épinotum ont un profil dorsal très faiblement convexe, passant par une courbe à la face déclive; ces deux faces sont bordées; vue de dessus, la première est sensiblement arquée sur ses côtés. Le pétiole pédiculé de un quart à un tiers de sa longueur avec une petite dent sous le pédicule, le dessus convexe avec les bords mousses. Sur le profil il est régulièrement et fortement arqué d'avant en arrière, la face postérieure plus abrupte. Postpétiole plus bas et un peu plus large que le pétiole, non bordé, un cinquième plus long que large. Premier tergite du gastre plus large que long. Cuisses larges et fortement comprimées.

Voisine de *S. elongata* Stitz, mais cette dernière espèce a le pronotum et le pétiole plus étroit, le profil de ce dernier moins fortement convexe, celui du thorax au contraire plus convexe.

Lunda: Tyihumbwe, 1 ☿ type (nº 100).

Sous-famille **Myrmicinae** Lep.

Pheidole minima Mayr.

Ebanga, 2 ☿ (nº 144).

Pheidole corticicola Sants.

Mukoti, 1 ☿. C'est, avec ses articles funiculaires bien plus longs qu'épais, une espèce bien distincte de *minima* chez qui ces articles sont tous beaucoup plus courts.

Pheidole megacephala F.

Kambisa ♃ ☿; Kampulu ♃ ☿ sous le lichen d'un tronc; Kalu kembe ☿; Osi ☿.

Pheidole megacephala F. v. *duplex* n. var.

Variété caractérisée par la grande différence de couleur entre le soldat et l'ouvrière.

♃. Long.: $3^{mm},5$ à 4^{mm}. Rouge brunâtre plus ou moins foncé, gastre d'un brun foncé plus terne avec la base d'un brun plus jaunâtre. Antennes et pattes jaune brunâtre clair, les cuisses plus obscures. Les bords antérieur de l'épistome et terminal des mandibules noir brunâtre. Les stries frontales (entre les arêtes frontales) sont droites et atteignent en s'amincissant le tiers postérieur de la tête, les interlignes lisses et luisants. Les rides du lit du scape et des joues sont plus irrégulières, un peu serpigineuses, avec quelques anastomoses et un fond réticulé ponctué. Cette sculpture est plus apparente entre les yeux et les arêtes frontales en raison de l'affaiblissement des rides. Des points pilifères plus forts que chez *megacephala*, mais moins grands que chez *punctulata*, se voient sur les tempes.

Pronotum lisse, luisant, avec de rares rides très fines ou effacées. Mésonotum en partie lisse et ridé, le reste du thorax y compris le col et le pédoncule ponctués réticulés; base du gastre légèrement chagriné réticulé, tout le reste lisse et luisant. Pilosité longue, roussâtre. La tête varie un peu selon la taille, chez les grands soldats, elle ressemble à celle de *rotundata* For. et chez les petites elle se rapproche de celle de *atrox* For. Arêtes frontales et épistome lisses, avec quelques rides devant ce dernier qui est un peu convexe derrière, non caréné et un peu échancré au milieu de son bord antérieur. Mandibules lisses avec des points épars. Le scape est loin d'atteindre le quart postérieur de la tête. Pronotum fortement saillant sur les côtés (en losange transversal chez les grands individus), cette disposition moins accusée chez les petits soldats. Les épines sont aussi longues ou un peu plus longues que la moitié de la face basale épinotale. Le postpétiole près de deux fois aussi large que long, les côtés coniques chez les grands ♃ et une fois et demie chez les petits.

☿. Long.: $2^{mm},2$ à $2^{mm},5$. D'un noir pur. Hanches et cuisses brun moyen, reste des appendices jaune un peu brunâtre ou roussâtre, la massue des antennes jaune roussâtre. Lisse, luisante avec la partie postérieure du mésonotum, mésopleure et épinotum, régulièrement réticulé ponctué. Tête comme chez *punctulata*.

♀. Long.: 7^{mm} environ. Rouge brunâtre comme le ♃. Vertex,

pronotum, mésonotum, dessus du postpétiole et gastre noir ou noir brunâtre. Antennes, trochanters, genoux, tibias et tarses roussâtres. Rides frontales atteignant la face occipitale, côtés de celle-ci assez luisants avec de gros points allongés et quelques rides. Dessus du thorax et mésosternum lisses luisants, épinotum et le reste du thorax réticulé ponctué. Postpétiole un peu plus large que chez le grand ♃. Du reste comme chez *mégacephala*.

Kalukembé ♃ ☿ ♀ de divers nids. (nos 32, 70, 88 et 90 de colonies très nombreuses sous un tronc couché): Ebanga (24): Mbalé ☿ ♃.

Des exemplaires du Kénia, Kiambu (R. H. DE PELLEY), se rapportent à cette variété, avec ses ouvrières noires; mais chez la ♀ la tache brune du vertex s'étend sur la face occipitale laquelle est plutôt ridée en long et plus mate. Cette variété se place entre *atrox* et *megacephala* d'une part et *punctulata* de l'autre. La *Pheidole atrox* diffère par les ☿ brunâtres et le postpétiole du ♃ plus étroit.

Pheidole victoris For.

Mupa, ♃ ☿ (75).

Pheidole excellens Mayr st. *weissi* Sants. v. *mbalensis* Sants.

Kuvelei, ☿ (193). La réticulation s'étend sur le dos du gastre jusqu'au milieu du premier tergite.

Pheidole rohani Sants.

Ebanga, ☿ ♃ ; nid dans le sable (43); Sangévé, ☿ (115).

Dans la Revue suisse de Zoologie, XXXVII, p. 62 (1930), à la figure accompagnant la description du soldat de cette espèce, la lettre *b* représente le pédoncule de l'☿.

Pheidole rohani Sants. st. *monardi* Sants.

Indungu, ☿; Mupa, ☿.

L'examen d'un matériel plus abondant me fait constater que *monardi* est fort voisine de *rohani* Sants. et doit s'y rattacher au plus comme sous-espèce. Elle est un peu plus grande et la tête plus réticulée derrière avec, souvent, des rides s'étendant plus ou moins sur la face occipitale.

Pheidole crassinoda Em. v. *pluto* Arnold.

Kamba, ☿ (124). Ces ☿ ont la coloration foncée de la var. *pluto* Arn. mais le gastre n'est que faiblement réticulé à la base; c'est peut-être l'☿ de la var. *cubangensis* For. de Mossamédès dont le ♃ seul est connu et qui comme chez *pluto* a la tête entièrement sculptée.

Pheidole schultzei For. st. *ebangana* n. v. (fig. 7-8).

♃. Intermédiaire comme taille entre le type et la var. *gwaaiensis* For. avec la tète à peine plus courte que chez le type. La sculpture comme chez cette dernière variété, c'est-à-dire que les interrides du front ont une fine réticulation plus nette et moins luisante que chez le type. Le gastre plus foncé et la base moins éclaircie. Les épines épinotales et celles du postpétiole sont plus longues, presque aussi longues que chez *spinulosa* For. C'est presque le corps de cette dernière avec la tête de *schultzei* For.

☿. Varie du brun foncé au brun jaunâtre, la tète restant plus obscure. Tète et pronotum plus lisses et plus luisants. Mésonotum plus fortement incliné. Face basale de l'épinotum plus large, rectangulaire et presque plate, avec des épines aussi longues que la moitié ou les deux tiers de leur intervalle basal, un peu plus courtes chez *spinulosa* et de simples denticules chez *schultzei* type.

Ebanga, ♃ ☿, les ☿ sont assez aberrantes.

Un certain nombre de ♀ de *Pheidole* capturées sans les ♃ sont actuellement indéterminables.

Monomorium (Notomyrmex) moestum Sants. (fig. 25-26).

☿. Ne diffère que par les nœuds du pédoncule d'un cinquième environ plus larges. Les articles 3 à 5 du funicule sont très courts et transversaux. Il est intéressant de retrouver en Angola cette espèce décrite de l'Afrique orientale anglaise.

Ebanga, 2 ☿ (152).

C'est la seule espèce du continent africain qui ait été placée par Emery dans les *Notomyrmex*, sous-genre habitant les terres que baigne la moitié australe du Pacifique, spécialement l'Australie et le Chili. Elle est assez embarrassante et ne manquant pas d'une certaine affinité avec le *M. tchelikofi* For. mais plus petite, la massue est plus épaisse, de 3 articles, les 2 premiers plus courts que larges, surtout le médian, ces 2 articles réunis moins longs que le terminal. Quant à la figure 7 qui accompagne la description primitive de *M. moestum* Sants., elle a été un peu déformée par une retouche de l'éditeur. La concavité de la face basale de l'épinotum est trop accusée et l'angle trop nettement tuberculé. Je donne ici un profil plus exact.

Monomorium (Xeromyrmex) bicolor Em. st. *personatum* n. st. (fig. 29).

☿. Long.: 3^{mm},1 à 3^{mm},3. Rouge roussâtre vif. Les trois quarts à quatre cinquièmes antérieurs de la tête, scape et massue antennaire, parfois toute l'antenne, d'un brun plus ou moins foncé.

Le milieu de l'épistome et le front plus obscur, reste de la tête, du funicule et des cuisses d'un rouge plus foncé que le thorax, les cuisses sont parfois un peu rembrunies. Gastre noir ou noir brunâtre avec deux petites taches floues roussâtres. Mate, microscopiquement ponctuée (sculpture à peine visible à un grossissement de 100 D.). Le front finement striolé en long, gastre luisant, lisse, excepté la base qui est assez mate et très finement sculptée. Quelques poils dressés, pas très longs, sur le bord du clypeus, une paire sur le pétiole, deux paires sur le postpétiole et quelques autres clairsemées sur le gastre. Une pubescence très courte sur les appendices, le reste glabre.

Tête rectangulaire, $^1/_4$ plus longue que large, à peine plus large devant que derrière, les côtés légèrement arqués, le bord postérieur droit avec les angles très arrondis. Les yeux occupent un peu moins du tiers des côtés et placés un peu en avant. Carène de l'épistome très mousse, le bord antérieur à peine échancré. Mandibules faiblement striées à la base, mates, armées de 4 dents. Le scape dépasse de moins de son épaisseur le bord postérieur de la tête. Premier article du funicule long comme un peu plus les deux suivants réunis, le 2me long comme $1\frac{1}{2}$ fois le suivant, le 4me est presque aussi long que large, les autres un peu plus longs. La massue est moins épaisse que chez *bicolor* et beaucoup moins que chez *subopacum*. Promésonotum faiblement convexe, le mésonotum presque sur le même plan que l'épinotum dont il est séparé par une faible encoche. Face basale de l'épinotum droite, nettement creusée en gouttière longitudinale un peu plus d'une fois et demie plus longue que la face déclive. Les deux nœuds sont de même largeur. Du reste comme chez *bicolor* Em.

Kâmba, plusieurs ☿ (122). Forme très caractéristique par la coloration.

Monomorium (Xeromyrmex) bicolor Em. st. *personatum* Sants. v. *bimaculatum* n. v.

☿. Diffère de *personatum* par la coloration à peine indiquée du masque de la tête qui est très légèrement ou pas rembrunie. La massue antennaire est un peu plus obscurcie, par contre les deux

taches fauves, allongées, de la base du gastre sont très nettement indiquées, parfois confluentes devant. Les yeux aussi grands que leur intervalle aux angles antérieurs de la tête et d'un tiers plus petits que celle aux angles postérieurs. Le scape atteint juste le bord postérieur. Du reste semblable.

Mupa, plusieurs ☿ (132).

M. (Xeromyrmex) bicolor Em. st. *personatum* Sants., v. *impuriceps* n. v.

☿. Long.: 2mm,5 à 2mm, 8. Rouge jaunâtre, antennes jaunes brunâtres, surtout la base du scape et la massue; espace entre les arêtes frontales et plus ou moins le bord postérieur de la tête rembrunis, ou tête faiblement rembrunie avec les joues rouges plus claires. Gastre entièrement noir, luisant vers la base. Mate. Densément et très finement ponctuée réticulée.

Tête rectangulaire, les côtés subparallèles, faiblement arqués dans les trois quarts antérieurs, moins rétrécie derrière que chez *personatum* mais aussi allongée. Les yeux plus petits, comme chez *dictator* (entre le tiers antérieur et le milieu des côtés). Crête frontale aussi longue qu'espacée. Le scape dépasse de près de son épaisseur le bord postérieur de la tête. Articles 2 à 7 du funicule à peu près aussi larges que longs, le 2me pas notablement plus long. Pétiole un peu plus brèvement pédiculé devant, le nœud à base plus allongée. Du reste comme chez *nitidiventre*, mais chez celui-ci la couleur est uniformément rouge jaunâtre clair. Le gastre noir souvent nuagé de rougeâtre vers la base. La tête plus longue et plus étroite. Le 2me article du funicule plus long. Forme de transition entre *personatum* et *dictator;* mais chez le premier, le gastre est maculé, chez le deuxième, la tête, beaucoup plus large devant, diffère des deux par le 2me article du funicule plus court.

Ebanga, ☿ type (117-136).

M. (Xeromyrmex) bicolor Em. st. *dictator* n. st. (fig. 20-21).

☿. Long.: 2mm,9 à 3mm. Rouge jaunâtre vif. Mandibules et antennes jaune rouge brunâtre. Scape un peu plus rembruni dans sa moitié basale. Gastre noir. Mate. Très finement et densément réticulée ponctuée, à peine striolée sur le front (bien moins que chez *personatum*). Le gastre plus finement sculpté à reflets soyeux. Pilosité comme chez *personatum.*

Tête plus trapéziforme que chez cette dernière; environ $^1/_4$ à $^1/_3$

plus large devant que derrière, le bord postérieur un peu concave. Les yeux plus petits, comme $^1/_5$ des côtés, et placés en avant de leur milieu. Le scape dépasse d'environ son épaisseur le bord postérieur de la tête. Articles du funicule comme chez *personatum*, le deuxième un peu moins long, ceux de la massue légèrement déprimés, plus larges vus de dessus que latéralement. Thorax et le reste comme chez *personatum*; chez *bicolor* type, la tête est plus allongée.

♀. Long.: 5^{mm},5. Thorax, pattes et partie de la tête d'un rouge aussi vif que chez l'☿. Epistome, lit du scape, vertex, antennes, hanches et pédoncule d'un rouge plus obscur, parfois rembrunis. Métanotum noirâtre. Gastre noir avec le bord postérieur des tergites rouge or. Un peu moins finement ponctuée réticulée que chez l'☿. En outre le front jusqu'au vertex finement striolé en divergeant et le gastre plus finement striolé en long. La base des derniers tergites très lisse et très luisante.

Tête rectangulaire, $^1/_5$ à $^1/_6$ plus longue que large, les côtés assez parallèles. Les yeux occupent plus du tiers moyen des côtés (un peu moins grands mais plus convexes chez *bicolor* type). Mandibules striées. Le scape dépasse d'un peu plus que son épaisseur le bord postérieur de la tête. Articles du funicule un peu plus épais que longs et que chez le type. Thorax plus élevé et plus court. Les deux faces de l'épinotum ont un profil droit, subégal, dessinant un angle net. Chez *bicolor* la face basale est plus courte et passe par une large courbe à la face déclive. Chez *bicolor* et sa variété tropicale, le gastre a une large tache fauve à sa base qui manque chez *monardi*.

Ebanga. ☿ ♀ type.

M. (Xeromyrmex) bicolor Em. st. *ebangaense* n. st. (fig. 17, 18, 19).

☿. Long.: 2^{mm},2. Rouge. Promésonotum d'un rouge plus jaunâtre. Gastre noir. Réticulée ponctuée comme chez *bicolor* et mate. Gastre mat à reflets soyeux. Quelques poils dressés vers la bouche et au bout du gastre, plus rares ou absents ailleurs. Une pubescense couchée blanche fine et espacée sur le gastre

Tête rectangulaire, aussi large devant que derrière, $^1/_7$ plus longue que large au milieu et $^1/_3$ que large au bord postérieur, celui-ci légèrement concave, les côtés assez convexes. Les yeux assez convexes, guère plus grands que le $^1/_5$ des côtés de la tête, en occupent presque le milieu. Arêtes frontales courtes, parallèles.

Epistome arqué, à peine ou pas échancré au milieu. Mandibules non striées. Le scape atteint ou ne dépasse qu'à peine le bord postérieur de la tête. Article premier du funicule (fig. 19) aussi long que l'ensemble des quatre suivants. Articles 2 à 8 aussi larges ou plus larges que longs. Massue assez épaisse et un peu plus longue que le reste du funicule. Dos du promésonotum un peu plus arqué que chez les autres races du *bicolor*. L'impression mésoépinotale plus marquée. Face basale de l'épinotum aussi un peu convexe et s'abaisse en pente légèrement oblique vers la face déclive laquelle est moins abrupte que chez les autres races du *bicolor*. Vue de dessus, la face basale paraît plus courte que chez les formes voisines, mais la limite postérieure est mal indiquée. Le nœud du pétiole est plus élevé, presque aussi haut que le pétiole est long. Nœud du postpétiole $^1/_4$ plus large que le pétiole, et sans son court pédicule postérieur, presque deux fois plus large que long.

Diffère des autres formes du *bicolor* par sa tête plus arquée latéralement, les yeux disposés plus en dehors, à moitié visibles de front. L'épinotum plus court et le pétiole plus haut.

Ebanga 1 ☿ (142).

M. (Xeromyrmex) monardi n. sp. (fig. 15-16).

☿. Long.: $3^{mm},2$. Aspect de *M. bicolor* par sa couleur et sa sculpture, mais les antennes très graciles le rapprochent de *luteum* Em. et *gracilicorne* Stitz. Tête et pronotum rouge pur, le reste du thorax d'un rouge faiblement enfumé de brunâtre. Mandibules, pattes et pédoncule jaune brunâtre, le sommet des nœuds et le funicule de l'antenne brunâtres. Gastre noir, ses segments étroitement bordés de jaunâtre. Mate, densément et très finement réticulée ponctuée. Le gastre lisse, luisant, sauf la moitié basale de son premier tergite. Pilosité dressée réduite à quelques poils autour de la bouche, sur les nœuds du pédoncule et clairsemés sur le gastre. Une pubescence courte et espacée sur les appendices.

Tête rectangulaire, $^1/_4$ plus longue que large, environ $^1/_4$ plus étroite derrière que devant, les côtés médiocrement arqués. Les yeux sont grands comme environ $^1/_5$ des côtés et placés légèrement en avant de leur milieu. Epistome arqué, faiblement bicaréné. Les mandibules faiblement striées, le bord terminal oblique, armé de quatre dents brunâtres. Le scape assez mince dépasse de $^1/_5$ le bord postérieur de la tête. Tous les articles du funicule sont plus longs

qu'épais, le quatrième, qui est le plus court, est encore un bon tiers plus long que large. La massue est un peu plus épaisse que chez *luteum* Em. Le plan du mésonotum fait un angle très ouvert mais distinct de celui de l'épinotum dont la face basale est subbordée mais pas sensiblement creusée en gouttière. Les deux nœuds sont de même largeur, le pétiole est assez longuement pédiculé devant, presque aussi long à la base que haut. Gastre en cône déprimé et tronqué à la base.

Paraît voisine de *salomonis* v. *rufulum* Stitz (1923, p. 156), insuffisamment décrite, mais celle-ci a les antennes plus longues et le gastre autrement coloré et c'est probablement autre chose qu'une variété du *salomonis*.

Osi, 2 ☿ (n° 16).

M. (Monomorium) springvalense For. v. *borlei* n. v. (fig. 22, 23, 24).

☿ Long.: 1mm,8 à 2mm. Tête et gastre brun foncé ou noirâtre. Thorax, pédoncule, base du gastre et appendices roussâtres.

Massue antennaire, milieu des cuisses et des tibias, dessus des nœuds du pédoncule et parfois du thorax brunâtres. Lisse, luisante. Pour la forme comme chez *springvalense* For. mais le nœud du pétiole est sensiblement plus haut. Diffère de la variété *paternum* For. par son pétiole aussi long que large pris en entier (le sommet du nœud est en ovale transversal) et par la massue épaisse et plus longue que le reste du funicule.

Sangévé; plusieurs ☿ (type) (n° 110).

M. (Lampromyrmex) minutissimum n. sp. (fig. 27, 28).

☿. Long.: 1mm à 1mm,2. Jaune brunâtre. Thorax d'un jaune ocré. Tête et moitié postérieure du gastre brun jaunâtre plus ou moins foncé. Epistome, tibias et tarses jaunes plus clairs. Lisse et luisante avec des points très épars. Pubescence fine, plus ou moins oblique et très clairsemée sur la tête et le gastre, un peu moins rare sur les pattes et les antennes.

Tête rectangulaire, $^1/_5$ plus longue que large, les côtés légèrement arqués et divergents, le bord postérieur droit ou faiblement convexe. Les yeux grands comme environ $^1/_6$ des côtés et placés entre le quart et le tiers antérieur. Epistome bicaréné, le bord antérieur à peine concave avance assez sur les mandibules, celles-ci sont très finement denticulées. Le scape atteint le quart postérieur de la tête. Articles 2 à 7 transversaux, massue très épaisse. Dessus du promé-

sonotum déprimé. Sillon métanotal fortement imprimé, strié dans le fond. Face basale de l'épinotum relevé devant ce sillon, passant par une courbe allongée à la face déclive. Nœud du pétiole pas plus haut que long, son pédicule antérieur long comme la moitié du nœud et assez épais; vu de dessus le nœud est plus long qu'épais, un peu piriforme. Postpétiole en ovale transversal (sans son pédicule postérieur) d'environ $^1/_4$ plus large que long et un plus large que le pétiole. Gastre aussi large que la tête.

Sur le chemin d'Ebanga, ☿ (nº 134); c'est probablement le plus petit *Monomorium* connu. Diffère de *exiguum* et *atomum* For. par sa tête plus large. Plus petite et plus claire, le postpétiole plus large que chez *vagum* Sants. Chez *faurei* Sants. l'échancrure métanotale est bien plus faible.

Myrmicaria natalensis Sm.

Kalukembe, 1 ☿; Elembé ☿ (30). Les pattes et le gastre sont un peu plus foncés que chez les exemplaires du Natal.

Myrmicaria natalensis Sm. v. *obscuriceps* n. v.

☿. Long.: $5^{mm},5$ et $9^{mm},5$. Thorax et partie du pédoncule rouge acajou, plus foncés chez les petits individus, plus clairs et plus roussâtres chez les grands. Gastre, antennes et pattes noires. Tête et dessus des nœuds du pédoncule d'un brun plus ou moins obscur. Sculpture comme chez le type. L'espace frontal et le pronotum plus lisses chez les petites ☿ que chez les grandes. Les rides arquées du devant du pronotum aussi plus marquées chez les grandes. Dessus des nœuds et base du gastre lisses et luisants comme le reste de l'abdomen. Du reste comme chez *natalensis*; cependant, chez certains individus, surtout ceux de l'Angola, le nœud du pétiole a le profil moins caractéristique que chez *natalensis*, les faces postérieures et antérieures plus égales font passage à *M. irregularis* Sants. Peut-être une hybridation.

Afrique du Sud: Transvaal, Barbestone, ☿<☿ provenant d'une plantation de cotonniers (F. S. Parsons).

Angola: Kalukembe, ☿ (34-81-102); Sangévé, 2 ☿.

Myrmicaria irregularis Sants.

Kalukembe, 2 ☿ (68).

Myrmicaria opaciventris Em. v. *crucheti* Sants.

Sangévé, ♀ (103); Osi (22). Exemplaire à pattes obscures passant

à la var. *obscuripes* Sants. mais moins robuste; chez celle-ci la tête est plus large pour des individus de même taille qui atteignent, du reste, un beaucoup plus grand développement.

M. opaciventris Em. v. *congolensis* For.
Lunda, 1 ☿.

Crematogaster (Acrocoelia) castanea Sm. v. *simia* For.
Mupa, ☿ (64), exemplaires atteignant 6mm; Mulondo, ☿ (161); Kâmba (123). Cette forme varie beaucoup de taille, soit de 3 à 6mm. Les exemplaires récoltés à Chimporo par M. Monard, lors de la première mission en Angola, et que j'ai désignés comme var. *bruta* Sants. se rapportent plutôt à *simia* For. La couleur est exactement celle de *tricolor*, comme l'écrit Forel, mais les deux cotypes reçus de lui et sur lesquels j'avais basé ma comparaison sont beaucoup plus pâles, probablement immatures. Le type est du désert de Kalahari.

Cr. (A.) castanea Sm. st. *inversa* For. v. *mosamedana* Sants.
Indungu, ☿ (58).

Cr. (A.) castanea Sm. st. *busschodtsi* Em.
Ebanga, x ☿ (6-48-136).

Cr. (A.) gerstaeckeri D. T. st. *bulawayensis* For.
Kalukembe, sous l'écorce d'un arbre, x ☿ (184); Indungu, x ☿ (174).

Cr. (A.) capensis Mayr st. *tropicorum* For.
Mupa, x ☿ (66). Le type est de Ibo (Mozambique). Cette race fait transition à *gerstaeckeri*, elle ressemble beaucoup à *sjoestedti* par son mésonotum plus abrupte derrière et elle se rattache à *capensis* par la suture promésonotale plus nettement imprimée.

Cr. (Sphaerocrema) bequaerti For. v. *semiclara* Sants.
Kapunda, x ☿ (54).

Cr. (Sph.) wellmani For.
Sangévé, x ☿ (113).

Cr. (Atopogyne) buchneri For.
Sangévé, 6 ☿ (114).

Cr. (At.) clariventris Mayr v. *biimpressa* Mayr.
Kalukembe (= Cucala), 1 ☿ (74).

Aneleus paetus n. sp. (fig. 11-12).

♀ R. Long.: 4^{mm},5. Thorax brun foncé, gastre d'un brun un peu plus clair. Tête noire. Mandibules, épistome, bout antérieur des arêtes frontales, antennes, pattes et bords postérieurs des tergites du gastre jaunes. Tête submate, finement ridée en long sur toute sa face. Les rides médianes atteignent directement le vertex, celles qui partent de la face interne des arêtes frontales divergent vers l'angle postérieur de la tête et les tempes, les interrides microscopiquement ponctués. Epinotum, pétiole et dessus du postpétiole finement ponctués réticulés submats. Une étroite bande longeant le sillon frontal, le disque de l'épistome, mandibules, pattes et le reste lisses et luisants avec des points épars, pilifères. Pilosité dressée très fine, arquée, médiocrement abondante, manque sur les antennes et les pattes. Pubescence couchée abondante partout et distante d'environ sa longueur.

Tête rectangulaire, un cinquième plus longue que large, les côtés subparallèles, très légèrement divergents devant les yeux. Le bord postérieur à peine concave, avec les angles brèvement arrondis. Yeux assez grands, très peu convexes, ovales, occupent les deux à trois cinquièmes antérieurs des côtés de la tête. Ocelles distants d'environ le double de leur diamètre, les latéraux allongés et disposés obliquement sur un front de même direction. Sillon frontal complet, plus large et luisant devant. Aire frontale sombre, faiblement séparée de l'épistome; celui-ci est plat entre ses deux carènes mousses et divergentes, cette partie plus longue que large s'avançant légèrement en lobe sur le bord antérieur. Mandibules fortes de 5 à 6 dents. Antennes de 11 articles. Le scape atteint le tiers postérieur de la tête. Articles 2 à 6 du funicule plus larges que longs, les 7 à 8 aussi longs qu'épais, le 8 nettement plus allongé. Thorax à peine plus large que la tête et deux fois plus long que haut. Le profil du mésonotum et du scutellum sur un plan à peine arqué, le mésonotum déborde faiblement le pronotum. Face épinotale subbordée, la basale fortement oblique et aussi longue que la déclive qui est plane et avec laquelle elle fait un angle de 145°. Pétiole un quart plus long que haut, le sommet mousse non échancré, une petite dent sous son pédicule. Postpétiole environ deux fois plus large que long et un quart plus large que le pétiole, denté dessous. Gastre aussi long que le reste de l'insecte. Le premier tergite deux fois plus large derrière que devant où il est échancré. Aile manque. Benguéla: Cucala, 1 ♀.

Cette ♀ ainsi que celle décrite ci-après est un reliquat resté indéterminé des chasses de feu mon ami J. Cruchet.

Pheidologeton aberrans n. sp. (Fig. 5-6).

♀. Long.: $7^{mm},5$ à 8^{mm}. Brun de poix. Dessus de la tête et du thorax d'un brun plus foncé. Devant des joues, scape, hanches et tarses un peu plus clairs. Moitié antérieure de la tête finement et régulièrement striée, ces stries deviennent très superficielles et s'effacent à mesure qu'elles s'approchent de la moitié postérieure qui devient lisse avec de nombreux points pilifères. Les joues sont plus fortement striées tandis que le milieu de l'épistome est plus ou moins lisse. Mandibules striées avec de gros points régulièrement espacés dans les interrides. Partie postérieure du mésosternum et métasternum régulièrement striée en long, ces stries passent transversalement sur l'épinotum. Pétiole finement ponctué, submat, le reste lisse avec des points plus petits et plus espacés que sur la tête. Quelques longs poils sur les mandibules, le bord de l'épistome et les hanches, rares sur le gastre. Partout une pubescence assez longue et assez abondante.

Tète carrée, à côtés faiblement arrondis, le bord postérieur transversal. Yeux ovales, obliquement placés dans le tiers moyen des côtés. Ocelles distants d'environ deux fois leur diamètre, l'antérieure est atteinte par un fort sillon frontal. Crête frontale peu sineuse, presque aussi longue qu'espacée. Aire frontale lisse, un peu plus longue que large devant. Epistome faiblement convexe, son bord antérieur transversal et moins avancé dans ses trois cinquièmes moyens que dans les cinquièmes latéraux. Mandibules arquées, le bord terminal peu oblique, armé de 5 dents assez fortes et subégales. Le scape s'épaissit progressivement vers le bout et atteint le bord postérieur de la tête. Articles 2 à 7 du funicule aussi larges que longs et grossissant progressivement, le huitième sensiblement plus long et plus gros fait transition au premier article de la massue, qui est indistinctement de 3 articles; comme elle est un peu déprimée, ces articles paraîssent relativement plus longs, vus de côté. Dernier article long comme l'ensemble des deux précédents. Thorax presque aussi large que la tête, pas fortement élargi au milieu. Devant du pronotum vertical que ne dépasse pas le mésonotum. Scutellum sur le même plan que le mésonotum, surplombant le métanotum. Profil de la face basale de l'épinotum faiblement

inclinée et passant par un angle court, inerme et arrondi, à la face déclive, oblique, faisant ensemble un angle de 120°. Pétiole un peu plus étroit que le postpétiole. Postpétiole presque deux fois plus large que long au tiers antérieur et large comme le quart de la largeur du segment suivant, faiblement convexe, les côtés en angle très arrondi; une impression médiane longitudinale peu profonde dessus. Gastre deux fois plus long que large, la base largement échancrée. Il ne reste qu'une aile postérieure hyaline.

Benguéla: Cucala (J. Cruchet), 1 ♀.

La place de cet insecte, que je possède depuis de longues années, est assez embarrassante faute de connaître l'aile antérieure. Elle me paraît faire passage entre *Pheidologeton* et *Diplomorium*.

Ocymyrmex weitzeckeri Em.

Kuvelai, 2 ☿ (nos 60-189-190); Mupa, ☿.

O. weitzekeri Em. st. *monardi* Sants.

Kalukembe, plusieurs ☿, « Trou dans le sol, très rapides »; Kuvelai, 1 ☿ (84).

Triglyphothrix monardi n. sp. (fig. 1-2).

☿. Long.: 3mm. D'un noir à peine brunâtre. Gastre noir. Cou et appendices brun rougeâtre, avec le milieu des cuisses rembruni. Tête, thorax et pédoncule densément et régulièrement récitulés ponctués avec une direction des rides longitudinales sur la tête. Cette sculpture est un peu plus fine, avec une prédominance de la ponctuation plus accusée que chez *constanciae* Arn. Le gastre est lisse luisant sauf vers la base qui est submate. Au fond de chaque point, pareil à de petites fossettes, se couche un poil blanc très court. Pilosité blanche plutôt tri et quadrifide, longue comme l'épaisseur du scape et abondante sur tout le corps et les appendices.

Tête aussi large que longue, le bord postérieur droit, avec la face occipitale fortement concave. Les côtés peu convexes convergent légèrement en avant. Il s'en faut de peu, derrière, que les yeux occupent entièrement le tiers moyen des côtés. Scrobe profond, atteignant presque l'angle postérieur de la tête; le fond réticulé ridé. Epistome seulement espacément ridé en long, son bord antérieur droit au milieu, convexe latéralement. Mandibules lisses, avec deux dents apicales, le reste denticulé. Articles 2 à 6 du funicule près de deux fois plus larges que longs, le 7me un peu

plus large que long. Promésonotum fortement épaulé, aussi large à ce niveau que long. Suture promésonotale indistincte. La méso-épinotale (ou sillon métanotal) fortement imprimée. Epines épinotales longues, droites, divergentes, aiguës et striées à la base, longues comme la face déclive. Pétiole plus long, pas plus haut, mais aussi large que le postpétiole. Vus de dessus, la face postérieure peu convexe, la face antérieure fortement convexe et le postpétiole paraît ovale, deux fois plus large que long.

Morphologiquement et géographiquement, fait passage entre *gabonensis* And. et *constanciae* Arnold.

Ebanga, 1 ☿ type (154).

Triglyphothrix guillodi n. sp.

☿. Long.: 2^{mm}. Noire. Appendices roux brunâtre avec les hanches, le milieu des cuisses et parfois des tibias obscurcis. Régulièrement et assez finement réticulée en dé à coudre comme chez l'espèce précédente, avec une tendance à l'alignement longitudinal sur la tête. Le postpétiole est plus faiblement sculpté le gastre; la face déclive de l'épinotum et les appendices sont lisses. Au fond des points fossettes se couche un très petit poil blanc. La pilosité multifide blanchâtre souvent un peu plus longue que l'épaisseur du scape, est assez abondante partout mais plus courte sur les pattes.

Tête aussi large, avec les yeux, que longue; les côtés et le bord postérieur légèrement convexes. Yeux très convexes, grands comme un peu moins que le tiers des côtés au milieu desquels ils se placent. Epistome peu convexe, le bord antérieur à peine arqué. Scrobe incomplet, ne dépasse pas ou à peine le niveau du $^1/_4$ postérieur de l'œil, où se prolonge très atténué le bord mousse du côté de la joue. Article 8 du funicule aussi long ou un peu plus long que large (beaucoup plus large chez *hepburni* Arnold). Mandibules lisses avec quelques faibles stries vers le bord terminal armé de 4-5 dents. Thorax court, ramassé, convexe. Les sutures dorsales obsolètes. Les épines épinotales pas plus longues que la largeur de leur base. Nœud du pétiole plus haut que long, plus long à la base qu'au sommet et de la moitié aux $^3/_4$ plus long que son pédicule; vu de dessus, il est à peine plus long que le postpétiole et de $^1/_3$ à $^1/_4$ plus étroit. Postpétiole en ovale transversal, deux fois plus large que long.

Chez *hepburni* le scrobe est complet, la suture métanotale dis-

tincte. Chez *trimeni* le gastre est ponctué à la base, les yeux plus petits.

Ebanga, 2 ☿ types (nº 141); Id., 1 ☿ (135).

Triglyphothrix guillodi Sants. v. *mus* n. v.

☿. Long.: 2mm,6 à 2mm,7. Diffère par les pattes non rembrunies, la sculpture du devant de la tête un peu plus ridée en long entre les fossettes. Les mandibules sont un peu plus fortement striées. Le scape plus long dépasse légèrement le bord postérieur de la tête. Pour le reste semblable.

Ebanga,, 1 ☿ (nº 154) avec le *T. monardi.*

Xiphomyrmex weitzekeri Em.

Sangévé, 3 ☿ (108).

Légère variété de couleur un peu plus obscure passant à la var. *nigellus* Sants. avec le sillon métanotal légèrement plus imprimé.

Tetramorium perlungum Sants.

Sangévé, plusieurs ☿ (1).

T. setuliferum Em. v. *cucalense* Sants.

Kuvelai, ☿ (191); Kalukembe = Cucala, ☿ (14). « Nid dans le sable » (26). ☿ « Sous un tronc » (33). « Allure lente. »

T. quadrispinosum Em. st. *elegans* Sants. v. *benguelense* n. v.

☿. Long.: 3mm,8. Couleur claire comme chez la var. *elegans* Sants. mais les scapes, les cuisses et les tibias des deux paires postérieures rembrunis. Sur le vertex et le front, les rides forment des mailles arrondies en fossettes comme chez *eudoxia* For. lesquelles sont beaucoup plus effacées ou rares chez *elegans* Sants. La tête un peu plus longue, les antennes plus robustes. Le scape dépasse le bord postérieur de la tête d'1 1/2 fois son épaisseur. Article 3 du funicule sensiblement plus épais que long (aussi long ou un peu plus long qu'épais chez le type). Pour le reste semblable.

Kapelongo, ☿ (121).

Le type de *elegans* est de la colonie du Cap. Arnold (1926, p. 252) identifie la race de *eudoxia* For. avec *elegans* Sants. Un examen attentif des types de ces deux formes me fait persister dans une distinction: *elegans* diffère par sa couleur beaucoup plus rouge, l'absence de nombreuses fossettes réticulaires, la tête plus étroite

ainsi que le postpétiole. Le scape est plus long et dépasse notablement le bord postérieur de la tête. Chez *eudoxia*, le thorax est noir ou brun noir. Le scape ne dépasse pas le bord postérieur de la tête. La tête a de nombreuses fossettes assez grandes, peu profondes et réticulées.

T. quadrispinosum Em. st. *angolense* Sants.

Mupa, plusieurs ☿ (128, 63); Ebanga, ☿ (119, 156, 28).

T. microgyna Sants.

Mupa, 1 ♀ avec *T. quadrispinosum angolense*.

J'ai décrit (1918, p. 132) cette curieuse espèce sur une femelle reçue et collée avec une ouvrière de *T. sericiventre* st. *continentis* For. déterminée par ARNOLD. Cette fourmi a la taille de l'☿ mais la sculpture et l'épistome sont totalement différents, ce qui m'avait incité à la considérer comme espèce distincte, probablement parasite. Or, M. ARNOLD, en 1926, p. 25, la considère comme ♀ de *continentis* bien qu'il ait décrit la ♀ de cette forme, celle-ci ayant les caractères ordinaires des sexués de l'espèce, c'est-à-dire la sculpture de la tête comme chez l'☿. J'ai décrit (1930, p. 72), avec doute, une ♀ de *angolense* qui se rapproche de celle de *continentis* décrite par ARNOLD. L'exemplaire de *microgyna* de Mupa a la tête un peu plus allongée et de faibles rides longitudinales sur le mésonotum. Pour le reste comme chez le type.

T. guinense F. st. *cristatum* Stitz v. *ebangense* n. v. (Fig. 3-4).

☿. Long.: 3mm,5. D'un jaune un peu plus pâle que chez la v. *striatum* Arnold, avec une bande brune en travers du gastre. La sculpture est plus faible, surtout celle du postpétiole qui est un peu moins forte que celle du pétiole (plus forte chez *striatum*). Les stries du premier tergite du gastre sont aussi bien plus fines avec une réticulation microscopique qui lui donne un aspect plus mat. Pilosité jaune clair abondante. La crête transversale promésonotale très accusée. Les épines moins relevées que chez *striatum* et plus que chez *guinense* type. Postpétiole distinctement plus large que chez *striatum*, environ un tiers plus large que long; le pétiole également plus court et plus étroit, ainsi que l'indique la figure comparative.

STITZ ne dit rien de la sculpture du gastre chez *cristatum*, ce qui peut faire supposer qu'elle est lisse comme chez *guinense*. Des ☿ de la Côte d'Yvoire se rapprochent de cette forme. *Cristatum* type est du Togo.

Ebanga, plusieurs ☿. « Sous pierres, parfois accompagnées de termites. »

T. guinense st. *hertigi* n. st.

☿. Long.: 2mm,5 à 2mm,7. Ressemble, mais en petit, à la variété précédente. D'un jaune assez clair, le milieu du gastre estompé de brunâtre. Pilosité blanc jaunâtre. Sculpture réticulée comme chez *ebangense*, mais beaucoup plus faible. La base du gastre est lisse ou avec quelques rares traces de stries chez les plus grands individus. Tète plus courte, à bord postérieur droit. Crète transversale promésonotale plus ou moins nettement indiquée (très nette chez les grandes ☿, peu indiquée chez les petites). Epines et pédoncule comme chez *ebangense* ou à peine moins large, toutes proportions gardées.

Ebanga, 3 ☿ (117). Au premier aspect cette forme paraît être une espèce distincte, mais sa taille et sa couleur font d'elle à peine une sous-espèce.

Cataulacus huberi For. st. *herteri* For.

Lunda: Tyihumbwe, 6 ☿ (95).

Cette race diffère du type par ses épines épinotales bien plus écartées l'une de l'autre à leur base. Les épines plus épaisses et plus courtes. Les nœuds moins larges. Pour ce qui est des dents latérales du pronotum, elles varient beaucoup et c'est l'absence d'une échancrure entre la dent médiane et la postérieure qui donne l'impression d'un lobe rectangulaire décrit par Forel, mais cette échancrure est variable, et sur un exemplaire cotype (Elisabethville, Beaquert) que j'ai sous les yeux elle existe d'un côté seulement.

Cataulacus rugosus For. st. *subrugosus* Sants. (fig. 9-10).

♀. Long.: 6mm,2. Tête, pronotum et épinotum un peu plus grossièrement ridés que chez l'☿. Dessus du thorax et gastre densément et finement réticulé ponctué, avec des rides plus faibles que celles de la tète et que chez l'☿, longitudinales, obliquant parfois avec quelques anastomoses. Les rides des paraptères sont plus fortes et plus espacées. Sur le gastre, les rides, du reste très faibles, ne s'étendent que dans le quart basal du premier tergite. Tète comme chez l'☿. Aile hyaline.

Kambisa, plusieurs ☿ et 1 ♀ (5). Ces exemplaires sont un peu moins fortement sculptés sur le gastre que chez *subrugosus* type du Zoulouland. Du reste semblable.

Strumigenys (Cephaloxys) escherichi For. st. *cognata* Sants.

Sangévé, 1 ☿ (104); 4 ☿ (10). Cette race a été découverte par Cruchet à Caconda.

Sous-famille **Dolichoderinae** Forel.

Technomyrmex brevicornis Sants. 1930, p. 71.

Sangévé, 4 ☿ (111).

Les tarses sont aussi jaunes que les trochanters et les condyles des scapes. Du reste semblable au type de S. P. de Loanga (Silvestri).

Sous-famille **Formicinae** Lepeletier.

Acantholepis capensis Mayr v. *subopaciceps* n. v.

Tandis que chez *incisa* et *validiuscula* la tête est luisante bien que très finement réticulée, chez *subopaciceps* la réticulation de la tête est presque aussi forte que sur l'épinotum et donne un reflet mat ou submat. Chez les petites ☿ la tête est plus étroite que chez les grands exemplaires. L'écaille moins fortement incisée mais plus que chez *validiuscula*, rectiligne vers le sommet. Le devant de l'épinotum est à peine relevé, bien moins que chez *incisa* à laquelle elle fait passage ainsi qu'à *validiuscula*. Chez *capensis* type, les antennes sont entièrement brunes ou noirâtres; parfois la pubescence un peu relevée. Du reste comme chez *validiuscula*.

La var. *simplicicoides* For. a la même sculpture, taille et couleur que *subopaciceps* mais l'écaille est à peine échancrée au sommet.

Kangela, x ☿ (59).

A. capensis Mayr v. *validiuscula* Em.

Ebanga (180), 2 ☿ immatures; ☿ (153); Kambisa, ☿ (86); Kapunda, 5 ☿ (115); Sangévé, ☿; Indungu (168).

Le type de cette variété est de Somalie. Les exemplaires de l'Afrique australe rapportés par Arnold et d'autres à cette variété, sont assez variables. Il y aurait nécessité à faire une revision avec confrontation du type dont la description est devenue insuffisante.

A. monardi Sants. v. *australis* Sants.

Osi, 1 ☿ (19), « sous une pierre ».

A. elevata For.
Ebanga, 1 ☿.

A. angolensis n. sp. (fig. 43).

☿. Long.: 2^{mm},4 environ. Rouge jaunâtre, gastre brun à base jaune brunâtre clair. Funicule rembruni. Réticulée ponctuée et mate comme chez *longinoda* mais le gastre est plus lisse et plus luisant. Quelques poils clairs sur l'épistome, le prosternum, les hanches de la première paire et clairsemés sur le gastre, ailleurs seulement avec une pubescence extrêmement courte et discrète.

Tête plus arrondie derrière les yeux et plus étroite. Ocelles très visibles. Deuxième article du funicule presque 2 fois plus long qu'épais, les suivants 2½ fois plus longs que larges. Mandibules lisses, luisantes, le bord terminal à peine oblique, la dent apicale plus longue et suivie de 3 à 4 denticules. Profil du thorax comme sur la figure. Vu de dessus, le mésonotum est 2 fois et $^1/_3$ environ plus long que large, ses côtés droits et parallèles. Face basale de l'épinotum aussi large que longue, les angles postérieurs prolongés par des épines larges à leur base, divergentes et longues comme la moitié environ de leur intervalle basal. Profil de l'écaille comme sur la figure. L'écaille a une épine d'épaisseur intermédiaire entre celle des grandes ☿ de *longinoda* (fig. 45) et des ☿ de *spinosior* For. (fig. 44). Le pédicule postérieur est aussi long que chez *longinoda*. Le sommet de l'écaille est rectangulaire, les épines divergentes et aussi fines à la base qu'au bout et longues de plus de 2 fois l'intervalle de leur base.

Diffère de *longinoda* et de *spinosior* par la pilosité claire (brune chez les autres espèces). Chez *spinosior* la tête est plus rectangulaire derrière les yeux. Peut être une forme intermédiaire mais plus voisine de *longinoda*.

Kapunda, 1 ☿.

Acantholepis longinoda Arnold (1915-1922).

M. Arnold m'a envoyé, collés sur le même carton, deux exemplaires ayant le même nom, même couleur, sculpture et pilosité,ne différant qu'en ce que le petit exemplaire, au lieu d'avoir l'écaille telle que chez la grande ☿ et comme l'a décrit l'auteur (voir Arnold, 1915-22, pl. VIII, fig. 120) est semblable à celle de *spinosior* For. N'ayant que ces deux exemplaires, il m'est impossible de dire si ces deux formes appartiennent à la même espèce, peut-être au même nid.

En ce cas-ci la variabilité de l'écaille serait très accusée dans l'espèce; dans le cas contraire il s'agirait d'une espèce voisine de *spinosior* et qui n'en différerait que par la sculpture du gastre et la couleur.

Acantholepis ngangela n. sp. (fig. 32 à 36).

☿. Long.: 1mm,7. Noire. Scapes, parfois la moitié basale du funicule, articulation des pattes et tarses jaune brunâtre. Lisse, luisante. A peine quelques stries dans les sillons thoraciques. Pilosité dressée, blanchâtre, fine et assez abondante, plus longue sur le corps et le bord inférieur des cuisses, courte, plus dense et comme une longue pubescence relevée sur les antennes et les pattes.

Tête rectangulaire, $^{1}/_{5}$ plus longue que large, légèrement rétrécie devant, les côtés et le bord postérieur peu convexes. Yeux grands comme le tiers des côtés de la tête dont ils occupent le milieu Ocelles très petits. L'épistome a une forte carène mousse, le bord antérieur très arqué recouvre presque les mandibules. Le scape dépasse de $^{1}/_{4}$ le bord postérieur de la tête. Premier article du funicule plus long que l'ensemble des deux suivants, ces derniers aussi larges que longs, articles 4 et suivants $1\frac{1}{2}$ fois à $^{2}/_{3}$ plus longs qu'épais. Thorax large comme environ les $^{2}/_{3}$ de la tête. Vu de dessus le pronotum dessine un disque presque aussi large que long, tronqué par la suture mésonotale. Mésonotum aussi long que le métanotum, la suture mésométanotale bien distincte. Bords latéraux de la face basale de l'épinotum divergeant faiblement et longs comme environ les deux tiers du bord antérieur du segment. Les angles posté rieurs simplement tuberculés ou subdentés. Profil du thorax comme sur la figure. Ecaille aussi haute que la longueur du pétiole, amincie au sommet et plus ou moins échancrée, parfois denticulée.

Par la forme des articles du funicule, *A. ngangela* se rapproche des *A. laevis* Sants., *rubrovaria*, *arnoldi* For., mais *laevis* a les appendices glabres, le scape un peu plus long. Chez *rubrovaria*, *arnoldi*, *pilosa* et *minutior* For., le scape est beaucoup plus court. Ressemble beaucoup à *tenuipilis* Sants. par la pilosité, la couleur et la sculpture, mais le funicule a seul le deuxième article court, le troisième étant aussi long que les suivants.

Kapunda. 2 ☿ types (55).

A. alexis Arnold st. *dulcis* n. st. (fig. 37, 38, 39, 40).

☿. Long.: 1mm,9 à 2mm. Noire. Mandibules, $^{2}/_{3}$ basals des funicules, trochanters, tibias et tarses jaune brunâtre clair. Reste de l'antenne,

milieu des tibias plus brunâtres, reste des pattes brun foncé. Lisse, luisante, avec des rides obliques sur les côtés du mésothorax et un peu sur le métasternum. Une pilosité blanchâtre très fine, moyennement longue et abondante sur le corps, les hanches et les cuisses. Les antennes et le reste des pattes n'ont qu'une pubescence très fine, courte et très oblique.

Tête environ $^1/_7$ plus longue que large, $^1/_4$ plus étroite devant qu'au bord postérieur, lequel est transversal, à peine convexe, les angles arrondis. Les yeux occupent presque le tiers moyen des côtés. Epistome avec, au milieu, une forte carène mousse, le bord antérieur régulièrement arrondi. Mandibules lisses, luisantes, pileuses, de 4 dents. Ocelles nets. Sillon frontal indistinct. Le scape dépasse d'un tiers le bord postérieur de la tête. Article 1 du funicule presque aussi long que l'ensemble des deux suivants. Article 2 de $^1/_4$ à $^1/_3$ plus long qu'épais, les troisième et suivants $^1/_2$ à $^2/_3$ plus longs qu'épais, les 6 et 7 près de deux fois plus longs qu'épais. Thorax robuste. Le pronotum en ovale transversal est d'un tiers plus large que long sans le col, celui-ci très court. Méso- et métanotum à peu près subégaux, le deuxième plus rectangulaire et près de deux fois plus large que long et séparés par une suture assez fortement imprimée et ridée. Face basale de l'épinotum semi-lunaire, environ 3 fois plus large entre les angles postérieurs que longue au milieu. Les angles postérieurs un peu prolongés se terminent en tubercule tronqué par un stomate apical. Ecaille plus haute que son pétiole, le sommet légèrement échancré et denticulé. Gastre aussi long que le reste du corps, le fémur postérieur atteint le bord postérieur du premier tergite.

Kapunda, 2 ☿ (56).

Cette forme se rapporte à un groupe d'*Acantholepis* chez qui le pronotum est largement transversal et dont *curta* Em. est le prototype. A cette espèce il faut ajouter *laevis* Sants., *imperfecta* Sants., *alexis* Arn. (fig. 41). Chez *laevis* et *imperfecta* (fig. 42) le deuxième article du funicule est plus court que le troisième, celui-ci plus court que le quatrième, mais l'ensemble est plus allongé chez *imperfecta* et le thorax plus lisse sur les côtés. Chez *dulcis*, *curta* et *alexis*, le deuxième article est beaucoup plus court que les deux suivants, lesquels sont subégaux. Chez *curta*, la sculpture est plus réticulée, submate sur le thorax. Se rapproche surtout de *alexis* mais celle-ci est moins ridée sur les côtés du thorax et les mandibules seraient striées, submates

selon la description d'Arnold. Cette dernière ainsi que *laevis* Sants. doivent être séparées de *simplex*, dont le pronotum n'est pas sensiblement plus large que long. Ces formes n'ont pas de poils dressés sur les scapes.

A. arnoldi For. st. *mota* n. st. (fig. 30, 31).

☿. Long.: 1^{mm},8. Thorax, épistome, scape et base du funicule d'un jaune roussâtre chaud. Mandibules, dessous de la tête, tibias de la première paire, genoux, tarses, dessus et base du premier tergite et dessous de l'abdomen d'un jaune brunâtre clair. Dessus de la tête, bouts des funicules, hanches, cuisses, milieu des tibias des deux dernières paires et reste du gastre d'un brun châtain obscur. Lisse luisante. Quelques poils jaunes vers la bouche, les hanches et l'abdomen. Antennes et le reste des pattes seulement pubescents.

Tête rectangulaire, $^1/_5$ à $^1/_6$ plus longue que large, légèrement plus étroite devant, les côtés et le bord postérieur faiblement convexes. Les angles postérieurs brèvement arrondis. Les yeux occupent environ le tiers médian des côtés. Ocelles à peine distincts. Epistome convexe à carène déprimée, le bord antérieur largement arqué. Mandibules lisses avec cinq petites dents. Le scape dépasse d'un peu plus son épaisseur le bord postérieur de la tête. Articles 2 et 3 du funicule à peine aussi longs qu'épais, les suivants $^1/_2$ à $^1/_3$ plus longs que larges. Profil du thorax comme sur la figure. Mésonotum aussi long que le métanotum et aussi long que la suture qui les sépare où ils sont plus étroits. Stomates mésonotaux distants d'environ 1 ½ fois leur diamètre. Côtés de la face basale de l'épinotum divergents et un peu moins longs que le bord antérieur de ce segment. Les angles faiblement denticulés, tuberculés avec le stomate visible de dessus. Ecaille entière, le sommet faiblement échancré. Gastre assez long.

Fait passage entre *arnoldi* For. et *rubrovaria* For. mais diffère des deux par la disposition de la coloration.

Kapunda, 1 ☿.

Camponotus (Myrmoxygenys) caesar For.

Lunda, sur le Tyihumbwe, 2 ☿ (92).

C. (Tanaemyrmex) wellmanni For.

Kalukembe (10).

C. (Myrmoturba) solon For.

Lunda. 2 "☿ et 2 ☿".

Clé des races et variétés des grandes ouvrières du *Camponotus solon* For.

1 Mandibules striées, occiput glabre, luisant: *solon* 2
– Mandibules ponctuées, non striées, occiput pileux: *brutus* 4
2 Tête noirâtre. Mandibules plus fortement striées 3
– Tête et thorax roux brunâtre pâle: *solon* v. *jugurtha* Wheel.
3 Base du gastre brun roussâtre: sp. *solon* For.
– Gastre noir concolor ou presque: *solon* v. *chilon* For.
4 Tête et thorax rouge brunâtre. Gastre jaune brunâtre: st. *brutus* For.
– Tête brun foncé, le devant et le scape noirs. Thorax brun rouge foncé: v. *lykurgus* Em.

Camponotus (Myrmoturba) maculatus F. st. *atramentarius* For. v. *cluis* For.

Kambisa X ☿ (78); Kalukembe X ☿ (125); Indungu 1 ☿ (171).

Cette variété, très caractéristique, mériterait de passer au rang de sous espèce.

C. (M.) maculatus F. st. *radamoides* For. v. *calceatus* Sants.

Indungu X ☿ (170); Kambisa X ☿ (37); Kuvelai 1 ☿ (192).

Les taches du gastre varient légèrement d'un nid à l'autre, elles sont un peu moins étendues chez les exemplaires major de cette dernière localité.

C. (M.) maculatus F. st. *abjectus* n. st. (fig. 47-48).

☿. Long.: 5mm,5 à 8mm,5. Voisine de *pictiventris* Mayr et *guttatus* Em.

L' ″☿ a la tête longue de 2mm,4, large de 2mm,1. Scapes et tibias postérieurs, 2mm,2. Moitié distale des mandibules, partie des scapes, angle postérieur de la tête, larges bandes aux sutures, thorax et tarses d'un roux rougeâtre ou rouge brunâtre. Reste des pattes, dessous du thorax, partie de la mésopleure, écaille et gastre jaune plus ou moins ocré. Base des mandibules, reste de la tête, de larges macules à bords flous sur les segments dorsaux du thorax et taches du gastre noir brunâtre ou brun noirâtre (voir la fig. 47). Pilosité dressée roussâtre, rare sur le thorax, en séries plus nombreuses sur

le gastre. Pubescence très courte, jaunâtre et diluée. Tête finement réticulée, mate sauf les angles, les côtés et le dessous qui sont assez luisants. Thorax submat ou assez luisant. Gastre luisant.

Tête de $^1/_4$ à $^1/_3$ plus étroite devant que derrière, les côtés faiblement arqués, le bord postérieur presque droit avec les angles très arrondis. Yeux peu convexes, $^1/_4$ environ plus petits que leur distance au bord postérieur de la tête. Arêtes frontales très sinueuses et divergentes. Epistome convexe avec un bourrelet médian formant carène, lobé comme chez *pictiventris*. Mandibules réticulées ponctuées, submates, armées de cinq à six dents diminuant graduellement de longueur d'avant en arrière. Scape mince, dépasse de deux à trois fois son épaisseur le bord postérieur de la tête. Thorax assez régulièrement arqué sur le profil; la face déclive de l'épinotum courte, et faisant partie de cet arc, lequel est plus allongé que chez *pictiventris*. Ecaille un peu plus basse et plus épaisse à la base que chez *pictiventris*.

Diffère de *pictiventris* par sa tête foncée, les arêtes frontales plus divergentes et les taches de l'abdomen autres.

☿ minor. Uniformément jaune roussâtre, les appendices légèrement plus clairs, le gastre ne présente pas les macules qui se voient chez *pictiventris* de même taille. La tête est près du double plus longue que large, les côtés parallèles en avant des yeux assez convexes, puis convergents assez régulièrement derrière ceux-ci. Le bord postérieur de la tête se confond avec le bord cervical à peu près de même largeur que la longueur des yeux. Mandibules plus roussâtres et les dents brunâtres. Le scape dépasse de près de la moitié de sa longueur le bord cervical. Pronotum à peine plus large que la tête. Convexité du thorax plus allongée et écaille plus haute que chez la grande ☿.

Ebanga, x ☿ (178).

Dans la liste des espèces de l'Angola parue dans la Revue suisse de Zool. de 1930, p. 54, j'avais omis les *Camponotus maculatus pictiventris* Mayr ainsi que la st. *hieroglyphicus* Sants. reçue autrefois de J. Cruchet de Cucala (Kalukembe) dont je donne ici un schéma des taches du gastre de la grande ☿ (fig. 46).

C. (M.) maculatus v. *cavalus* Sants.

Angola, district de Bihé, Cohemba, 20.VIII.27 (Dr M. Berr), 1 ☿, British Museum.

C. (Myrmosericus) rufoglaucus Jer. st. *flavomarginatus* Gers. v. *paucipubens* Sants.

Kambisa, ☿<☿ (80-182-38); Osi, ☿ (17).

C. (M.) rufoglaucus Jer. st. *controversus* Sants.

Lunda, rives du Tyihumbwe, 2 ☿.

La couleur des appendices varie du rouge au noir, celles du Lunda sont noirâtres, celles récoltées par M. Monard à Chimporo lors de sa première mission en Angola sont plutôt rougeâtres.

C. (M.) vestitus Sm. v. *pectitus* Sants.

Kuvangu, 1 ☿; Ebanga, x ☿ (175); Indungu, 1 ☿ (173); Kalukembe, 1 ☿ (31-40); Osi, 1 ☿ (20-40). Se trouve aussi dans le Tanganyka.

v. *intuens* For. Ebanga, x ☿ (117).

Forel a rattaché cette variété à *cinctellus* mais l'examen d'une ☿ cotype reçue de Forel montre une pubescence du gastre disposée comme chez *vestitus*, c'est-à-dire qu'il y a trois lignes longitudinales où la pilosité est divergente, au milieu et vers le tiers des côtés du dos, tandis que chez *cinctellus* il n'existe que la ligne médiane.

v. *lujai* Sants. Kalukembe, x ☿ (27).

v. *anthracinus* Sants. Kapunda, 2 ☿; Kalukembe, x ☿ (91).

C. (Myrmotrema) avius Sants. v. *hertigi* n. v. (= *C. (M.) avius* Sants., 1930, p. 78 (partim).

☿. Les exemplaires de l'Angola diffèrent d'une façon assez constante du type pour mériter une dénomination spéciale.

Les hanches et les cuisses sont chez *hertigi* d'un rouge aussi clair que les antennes et les tibias, tandis que chez le type ces parties sont assez fortement rembrunies. Chez la grande ☿ la face basale de l'épinotum devient plus épaisse et un peu plus large derrière, tandis que chez le type elle est également tectiforme, étroite d'un bout à l'autre. Je considère comme type les exemplaires de Kakindo récoltées lors de la première expédition de la Mission suisse en Angola. Chimboro, 1 ☿. Sangévé, x ☿ (107); Lunda, 1 ☿.

C. (M.) benguelensis Sants. Kalukembé, x ☿ (27). Nid dans la terre, orifice de 3 à 4^{mm}. Reçus autrefois de la même localité par M. J. Cruchet.

C. (M.) perrisi For. Kalukembe, x ☿ (12); Osi, 2 ☿ (19); Kapunda, x ☿ (52); Lunda, rives du fleuve; Tyihumbwe, 4 ☿ (97); Kuvangu, 1 ☿.

C. (M.) confluens For. v. *bequaerti* For. Ebanga, 1 ☿ (150-155); Sangévé, 1 ☿ (107).

C. (Myrmosaga) schoutedeni For. Ebanga, 2 ☿ (133).

C. (Myrmopelta) chrysurus Gers. Sangévé, 1 ☿ (106).

C. (M.) chrysurus Gers. st. *apelis* For. Sangévé, 1 ☿ (105).

C. (M.) vividus Sm. v. *reginae* For. Mupa (62).

C. (Myrmopiromis) fulvopilosus de Geer v. *flavopilosus* Em. Kuvelai, ☿ (85-145-188).

C. (Orthonotomyrmex) scabrinodis Arnold. Kapunda, 1 ☿ (45).

C. (O.) cubangensis For. Ebanga, 2 ☿ (139).

C. (O.) mayri For. st. *sankisianus* For. Kapunda, 1 ☿ (47).

C. (O.) sericeus Fab. v. *sulgeri* Sants. Indungu, ☿ (163); Mupa, 1 ☿; Kapunda, 4 ☿ (46).

Polyrhachis (Myrma) schistacea Gerst. Lunda, sur le Tyihumbwe, 5 ☿ (95).

P. (M.) schistacea Gerst. st. *atrociliata* Sants. v. *benguelensis* Sants. Mukoti, 2 ☿.

P. (M.) militaris For. st. *cupreopubescens* For. v. *nkomoënsis* For. Kuvangu, 1 ☿.

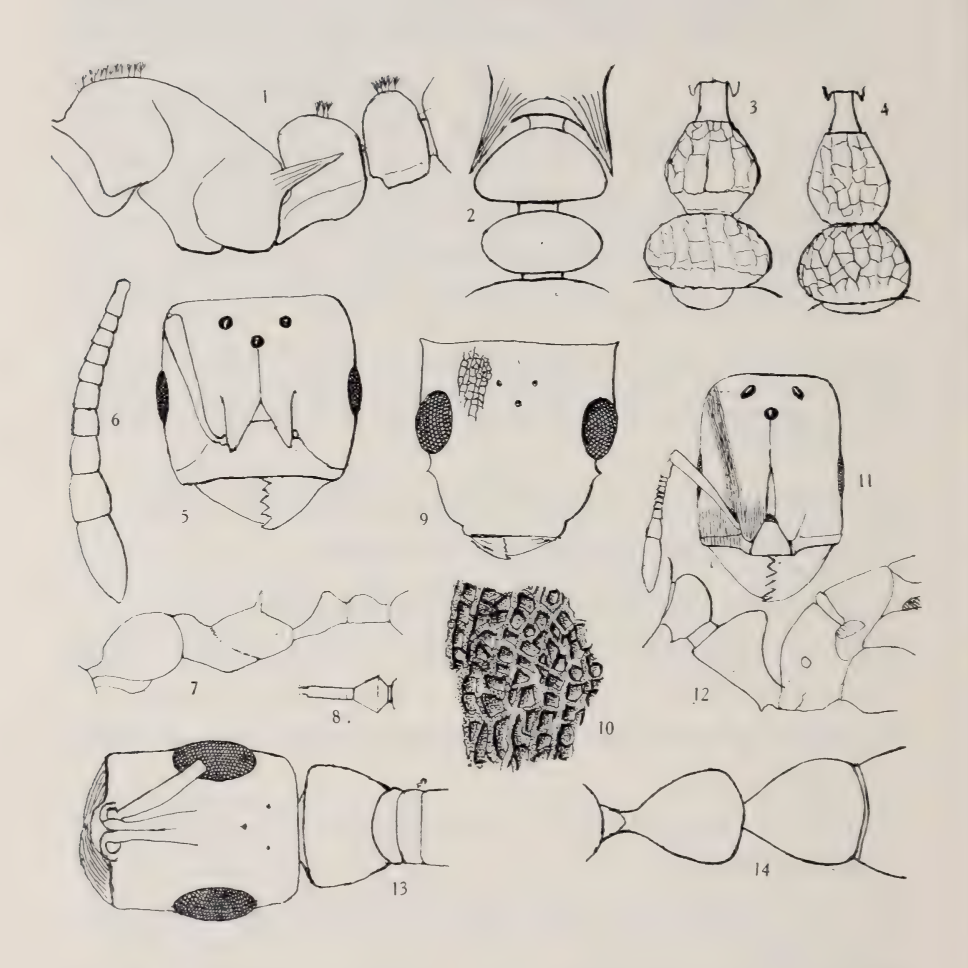


Fig. 1. *Triglyphothrix monardi* n. sp. ☿. Thorax et pédoncule de profil. — Fig. 2. *Triglyphothrix monardi* n. sp. ☿. Epinotum et pédoncule vus de dessus. — Fig. 3. *Tetramorium guinense* F. st. *cristatum* v. *ebangense* n. v. Pédoncule vu de dessus. — Fig. 4. *Tetramorium guinense* F. st. *cristatum* v. *striatum* Arnold. Pédoncule. — Fig. 5. *Pheidologeton aberrans* n. sp. ♀. Tête. — Fig. 6. *Pheidologeton aberrans* n. sp. ♀. Antenne. — Fig. 7. *Pheidole schultzei* For. v. *ebangensis* n. v. ☿. Thorax et pédoncule. — Fig. 8. *Pheidole schultzei* For. v. *ebangensis* n. v. ☿. Pédoncule vu de dessus. — Fig. 9. *Cataulacus rugosus* For. st. *subrugosus* Sants. ♂. Tête. — Fig. 10. *Cataulacus rugosus* For. st. *subrugosus* Sants. ♀. Sculpture de la tête entre l'œil et les ocelles. — Fig. 11. *Aneleus paetus* n. sp. ♀. Tête, de face. — Fig. 12. *Aneleus paetus* n. sp. ♀. Profil du pédoncule et de la moitié postérieure du thorax. — Fig. 13. *Sima (Sima) monardi* n. sp. ☿. Tête et devant du thorax, vus de dessus. — Fig. 14. *Sima (Sima) monardi* n. sp. ☿. Pédoncule, vu de dessus.

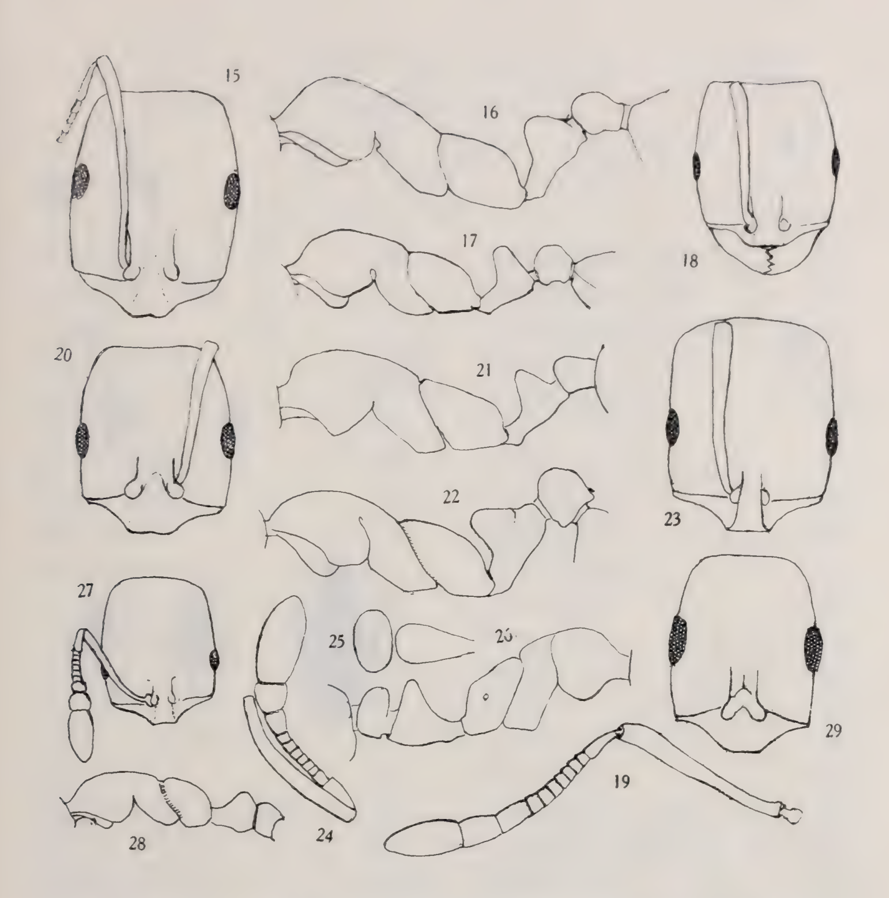


FIG. 15. *Monomorium (Xeromyrmex) monardi* n. sp. ☿. Tête de face. — FIG. 16. *Monomorium (Xeromyrmex) monardi* n. sp. ☿. Thorax et pédoncule de profil. — FIG. 17. *M. (X.) bicolor* Em. st. *ebangense* n. st. ☿. Thorax et pédoncule. — FIG. 18. *M. (X.) bicolor* Em. st. *ebangense* n. st. ☿. Tête de face. — FIG. 19. *M. (X.) bicolor* Em. st. *ebangense* n. st. ☿. Antenne. — FIG. 20. *M. (X.) bicolor* Em. st. *dictator* n. st. ☿. Tête de face. — FIG. 21. *M. (X.) bicolor* Em. st. *dictator* n. st. ☿. Profil du thorax et du pédoncule. — FIG. 22. *M. (Monomorium) springvalense* For. v. *borlei* n. v. ☿. Thorax et pédoncule. — FIG. 23. *M. (Monomorium) springvalense* For. v. *borlei* n. v. ☿. Tête. — FIG. 24. *M. (Monomorium) springvalense* For. v. *borlei* n. v. ☿. Antenne. — FIG. 25. *M. (Notomyrmex) moestum* Sants. ☿. Pédoncule vu de dessus. — FIG. 26. *M. (Notomyrmex) moestum* Sants. ☿. Thorax et pédoncule de profil. — FIG. 27. *M. (Lampromyrmex) minutissimum* n. sp. ☿. Tête. — FIG. 28. *M. (Lampromyrmex) minutissimum* n. sp. ☿. Thorax et pédoncule. — FIG. 29. *M. (Xeromyrmex) bicolor* Em. st. *personatum* n. st. ☿. Tête.

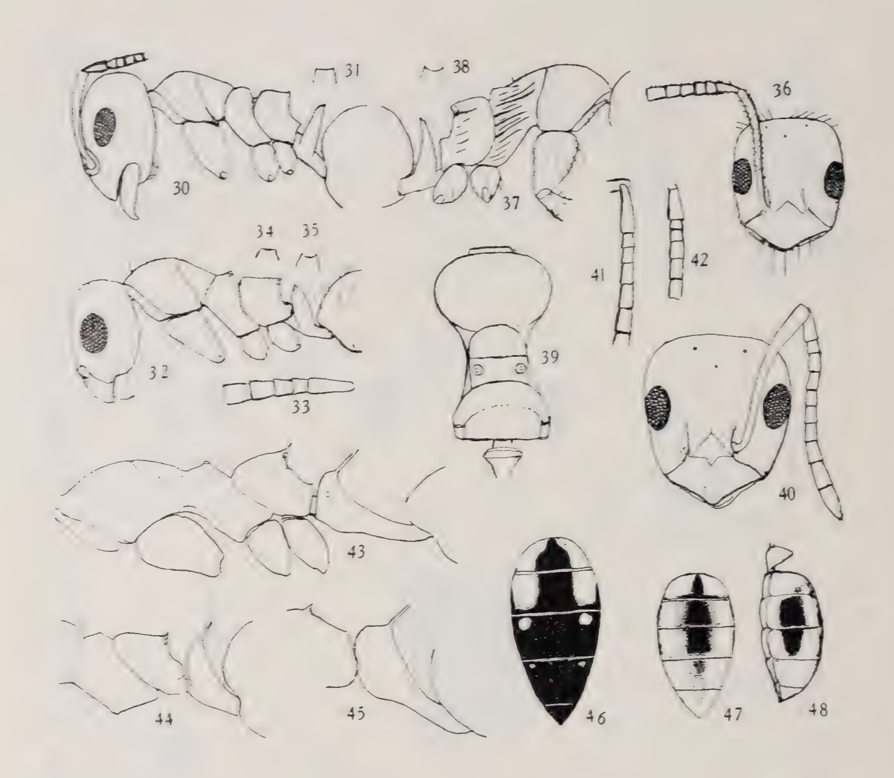


Fig. 30. *Acantholepis arnoldi* For. st. *mota* n. st. ☿. Profil. — Fig. 31. *Acantholepis arnoldi* For. st. *mota* n. st. ☿. Sommet de l'écaille vu de face. — Fig. 32. *Acantholepis ngangela* n. sp. ☿. Profil. — Fig. 33. *Acantholepis ngangela* n. sp. ☿. Base du funicule. — Fig. 34-35. *Acantholepis ngangela* n. sp. ☿. Sommet de l'écaille (variation). — Fig. 36. *Acantholepis ngangela* n. sp. ☿. Tète. — Fig. 37. *Acantholepis alexis* Arnold st. *dulcis* n. st. ☿. Profil du thorax et de l'écaille. — Fig. 38. *Acantholepis alexis* Arnold st. *dulcis* n. st. ☿. Sommet de l'écaille vu de face. — Fig. 39. *Acantholepis alexis* Arnold st. *dulcis* n. st. ☿. Thorax vu de dessus. — Fig. 40. *Acantholepis alexis* Arnold st. n. *dulcis* n. st. ☿. Tête. — Fig. 41. *Acatholepis laevis* Sants. ☿. Base du funicule. — Fig. 42. *Acantholepis imperfecta* Sants. ☿. Base du funicule. — Fig. 43. *Acantholepis angolensis* n. sp. ☿. Profil du thorax et écaille. — Fig. 44. *Acantholepis spinosior* For. ☿. Partie postérieure du thorax et écaille. — Fig. 45. *Acantholepis longinoda* Arnold. ☿. Epinotum et écaille. — Fig. 46. *Camponotus (Myrmoturba) maculatus* F. *hieroglyphicus* Sants. ☿. Gastre vu de dessus. — Fig. 47. *C. (M.) maculatus* F. st. *abjectus* n. st. ☿. Gastre va de dessus. — Fig. 48. *C. (M.) maculatus* F. st. *abjectus* n. st. ☿. Gastre vu de côté.

V. TABLE ALPHABÉTIQUE DES NOMS DE GENRES ET SOUS-GENRES.

VI. BIBLIOGRAPHIE.

Supplément à la bibliographie parue dans « Formicides de l'Angola », Rev. suisse de Zool., 1930, p. 82:

1918. Santschi F. *Nouveaux Tetramorium africains.* Bull. Soc. Hist. nat. Afr. du Nord, p. 191.

1926. —— *Trois notes myrmécologiques.* Ann. Soc. Ent. France, XCV, p. 27.

1930. —— *Formicides de l'Angola.* Rev. suisse Zool., XXVII, p. 53-82.

1933. —— *Contribution à l'étude des fourmis de l'Afrique tropicale.* Bull. Ann. Soc. Ent. Belge, LXXIII, p. 97.

1935. —— *Fourmis du Musée du Congo belge.* Rev. Zool. Afr., XXVII, p. 276.

1923. Stitz H. *Beitr. z. Kennt. der Land- u. Süsswasserfauna Deutsch-Südwestafrikas. Hymenoptera, VII. Formicidae,* p. 143-167.

Tome 44, nº 13. — Avril 1937.

Résultats de la Mission scientifique suisse en Angola 1928-29 et 1932-33.

Scorpions, Solifuges et Opilions d'Angola

par

Albert MONARD

Dr ès-sciences, Directeur du Musée d'Histoire naturelle de La Chaux-de-Fonds.

I. SCORPIONIDES.

Introduction.

Les Scorpions sont médiocrement répandus en Angola; en quelques endroits même, ils paraissent ne pas exister ou du moins être très rares, à en juger par les indigènes qui n'ont pas reconnu les dessins que je leur montrais; en d'autres, je n'ai pu recueillir que quelques exemplaires; c'est seulement à Mupanda que la chasse a été vraiment fructueuse et que j'ai trouvé de nombreux individus en plusieurs espèces.

Cette inégalité dans la distribution et la fréquence de ces animaux doit être attribuée à la constitution du sol; les Scorpions affectionnent en effet les endroits secs, sablonneux ou pierreux. Or, dans le centre de l'Angola, la saison des pluies est sévère et le sol de nature latéritique ou argileuse, conditions défavorables au développement de leur faune. Mais dans le Sud, où le sable apparaît (Chimporo, Mupanda, etc.) les Scorpions deviennent plus abondants.

Les Scorpions habitent d'ordinaire les vieux murs, les pierres, les ruines où ils trouvent des cachettes pour se dissimuler. Or, en Angola, cet habitat n'existe pas; les constructions indigènes sont faites en terre battue, ne donnent pas de ruines durables et disparaissent même complètement. Les pierres sont rares dans les pays

à latérite et n'existent guère que dans les montagnes. Les Scorpions ont trouvé ailleurs leurs cachettes et ils ne se rencontrent que sous les écorces des arbres tombés; cet habitat est si fréquent que les Ngangelas qui n'ont qu'un nom pour désigner les Scorpions et les Scolopendres, « *Inyé* », mais qui distinguent fort bien les deux bêtes, appellent les premiers « *Scorpions des arbres* » *(Ynyé ya miti)* et les seconds « *Scorpions de terre* » *(Inye ya hantsi)*.

Au Kuanyama, où ces animaux abondent, ils ont trouvé d'autres cachettes. Le pays est sablonneux et si peuplé qu'il n'y a pas d'arbres tombés; aussi les Scorpions se réfugient dans une espèce d'aloès très abondante dans le pays et se dissimulent dans les aisselles des feuilles inférieures. Il suffit donc de les écarter légèrement pour trouver souvent, à leur base, un ou deux Scorpions cachés. Cet habitat est très régulier et les nombreux Scorpions rapportés de ce pays ont tous été trouvés dans les aloès, à moins qu'ils ne se soient mis en chasse.

Très peu de choses ont été écrites sur les Scorpions d'Angola. Pocock (1896) cite *Uroplectes occidentalis*, sans indication de localité. On trouve encore *Archisometrus asper* Poc. dans Kraepelin. Le mémoire de John Hewitt « A Survey of the Scorpion Fauna of South Africa » (Transactions of the Royal Society of South Africa, vol. VI, 1917, pp. 89-192) ne mentionne que trois fois cette colonie, à propos de *Parabuthus villosus*, *Uroplectes planimanus* et *Hadogenes tityrus*. Dans les « Résultats de la Mission Rohan Chabot », t. IV, fasc. 3 (1925) Louis Fage ne trouve que deux espèces: *Uroplectes planimanus* et *Parabuthus brevimanus*. Enfin existe notre propre mémoire sur les Scorpions de notre premier voyage, paru dans le Bulletin de la Société neuchâteloise des Sciences naturelles, t. 54, 1929, pp. 37 à 43, avec quatre espèces, que nous reprendrons dans le cours de ce travail. C'est tout ce que nous avons trouvé concernant l'Angola:

Voici les stations d'où nous avons rapporté des Scorpions:

Premier voyage (1928-29):

Katumbela: *Buthus angolensis*.
Rio Mbalé: *Uroplectes planimanus*.
Kakindo: *Uroplectes planimanus*, *Parabuthus raudus*.
Chimporo: *Parabuthus raudus*, *Uroplectes otjimbinguensis*.
Tumbolé: *Uroplectes planimanus*.

Deuxième voyage (1932-33).

Kuvangu: *Uroplectes fischeri*, *planimanus*.
Mukoti: *Uroplectes fischeri*.
Kului: *Uroplectes vittatus*.
Indungu: *Uroplectes planimanus*.
Kampulu-Kambisa: *Uroplectes carinatus*, *otjimbinguensis*.
Kuvelaï: *Parabuthus brevimanus*, *Uroplectes carinatus*, *planimanus*.
Tyihumbwé: *Opisthophthalmus lundensis*, *Uroplectes occidentalis*.
Ebanga: *Uroplectes planimanus*.
Kaamba: *Uroplectes planimanus*, *otjimbinguensis*.
Mupa: *Uroplectes planimanus*, *otjimbinguensis*.
Mupanda: *Parabuthus kuanyamarum*, *granulatus*, *raudus*, *Buthus angolensis*, *Uroplectes carinatus*, *planimanus*.
Dombondola: *Parabuthus brevimanus*, *granulatus*.

Nous avons rapporté, au total, douze formes de Scorpions, répartis en deux familles et quatre genres:

1. Sternum pentagonal; à la base du dernier article des pattes un seul éperon externe dans la membrane articulaire. Yeux placés en arrière du milieu du céphalothorax: Famille des SCORPIONIDAE, g. *Opisthophthalmus*.
— Sternum triangulaire; à la base du dernier article des pattes, 1 ou 2 éperons internes et externes: Famille des BUTHIDAE, 2.
2. Doigt fixe des chélicères avec 2 dents à son bord inférieur 3.
— Doigt fixe des chélicères sans dent à son bord inférieur: *Uroplectes*.
3. Trois carènes dorsales aux tergites abdominaux: *Buthus*.
— Une carène dorsale aux tergites abdominaux: *Parabuthus*.

BUTHIDAE.

Buthus angolensis Monard.

Buthus angolensis, Monard, 1929.

Nous avons décrit cette espèce d'après un seul exemplaire mâle (et non femelle) provenant apparemment de Katumbela; au deuxième voyage, pendant notre séjour à Mupanda, les indigènes nous ont apporté un grand nombre d'individus appartenant à cette

espèce, si bien que nous pouvons en donner maintenant une description comparée.

Matériel: 42 femelles et 23 mâles de toutes grandeurs.

La coloration est peu variable et permet à première vue de reconnaître l'espèce. Mâles et femelles ont les faces supérieures d'un jaune assez foncé où tranchent les dessins noirs du champ qui s'étend des yeux médians au bord frontal, des carènes du céphalothorax et du bord latéral de ce dernier, partie antérieure. Les chélicères sont d'un jaune vif et brillant avec les mors des pinces bruns. Sur l'abdomen s'étendent cinq rangées de taches noires, celles du milieu confluentes en ligne, les latérales plus disjointes. Le postabdomen est jaune brunâtre, les carènes renforcées de ton; par dessous la couleur se fonce d'article en article, les trois derniers brun foncé. La face inférieure du tronc est plus claire; les quatre carènes du dernier segment sont brunes, les peignes très clairs, les pattes un peu rembrunies à leur côté supérieur, surtout les pinces. Les jeunes exemplaires ont les teintes générales plus claires où tranchent plus nettement les taches noires; les grands exemplaires sont de teinte plus foncée.

Céphalothorax: les crêtes sourcilières sont tuberculeuses, arquées, et se rejoignent assez nettement sur le front; les crêtes latérales médianes sont confuses, tuberculeuses; les crêtes médianes postoculaires sont parallèles, un peu plus distantes que les yeux et rejoignent plus ou moins nettement les crêtes postérieures, qui sont plus écartées que les postoculaires. La surface entière est fortement granuleuse, front compris.

Les tergites sont fortement granuleux; les trois carènes sont bien nettes; le dernier tergite est orné d'une crête médiane, triangulaire, plus courte que le segment et de deux paires de carènes latérales, rapprochées en arrière, courbées.

Les sternites sont lisses au milieu, finement granuleux en avant et autour de la protubérance des stigmates; ceux des femelles sont plus lisses encore. Le dernier sternite est muni de quatre crêtes granuleuses, les médianes aboutissant au bord postérieur, les latérales plus courtes; l'avant-dernier sternite présente aussi quatre crêtes peu marquées, surtout les médianes, lisses chez les femelles, bien marquées et légèrement granuleuses chez les mâles. Les sternites de ces derniers sont en général plus granuleux dans l'ensemble que ceux des femelles.

Postabdomen: les quatre premiers articles sont semblables, à dix carènes bien marquées et fortement granuleuses; les surfaces ventrales, latérales et supérieures sont granuleuses. Le cinquième article a cinq carènes tuberculeuses et des surfaces rudes à l'exception de la fosse où se replie la vésicule. Celle-ci est fortement tuberculeuse, en cinq rangées.

Doigt mobile du maxillipède: il y a douze rangées de granules, chacune d'elles débutant par deux points plus gros et plus obliques; en outre, un granule interne vers le milieu de chaque ligne.

Peigne: 24 à 25 dents chez les mâles, 17 à 20 chez les femelles.

Discussion: cette espèce fait partie du groupe *hottentota* et se rapproche des espèces *trilineatus* Ptrs, *conspersus* Thor et *arenaceus* Purc. Elle représente vraisemblablement une forme plus occidentale de ce groupe austral. Voici un tableau permettant de se rendre compte des différences:

	trilineatus	*conspersus*	*arenaceus*	*angolensis*
Points du maxillipède	13 à 14 séries	12 séries	10 à 11 séries	12 séries
Peigne	25 dents (15-17)	14 dents	17 à 18 dents	17 à 20 fem. 24 à 25 m.
Sternites	lisses au milieu	lisses au milieu	granuleux	lisses au milieu
Sternite IV, crêtes	1 p. latérales	4 subgranuleuses	4 granuleuses	4 lisses (fem.) 4 granuleuses (mâles)

On voit que c'est de *trilineatus* que notre espèce est la plus proche. Elle en diffère néanmoins:

1° par les crêtes préoculaires qui sont fortement granuleuses et prolongées jusqu'au front («glatt oder etwas kerbig bis feinkörnig», dans *trilineatus*, d'après Kraepelin);

2° par les carènes des tergites, nettement granuleuses et à grains séparés («etwas leistenartig verschmolzen» dans *trilineatus*);

3° par les carènes inférieures du premier segment postabdominal, fortement tuberculeuses («glatt oder kerbig» dans *trilineatus*);

4° par les carènes dorsales des segments III et IV qui sont semblables aux autres («stark sägezähnig-zackig» dans *trilineatus*);

5° par l'absence des deux crêtes tuberculeuses sur la main du maxillipède;

6° par la main du maxillipède pas plus large que le tibia chez le mâle (« viel dicker » dans *trilineatus*);

7° par les doigts de la pince une fois et demie au moins plus longs que la main (une fois et un tiers dans *trilineatus*).

Ajoutons cependant une remarque de KRAEPELIN « eine sehr variable Art, die vielleicht in mehrere selbständige Formen zu zerlegen ist ». Notre espèce paraît être une de ces formes, mais bien nettement délimitée et d'habitat géographique plus occidental. *Trilineatus* est une espèce plutôt orientale; le type est de Tette sur le Zambèze, et d'après HEWITT elle existe dans le district Feira, près de la rivière Loangwa, affluent du Zambèze, dans le Nord-Est de la Rhodésia, dans l'ancien German East africain et au Transvaal. Ce sont là des localités assez éloignées du Kuanyama et de Katumbela où nous avons trouvé notre espèce, pour qu'il se soit formé ici une forme bien définie.

Parabuthus Pocock.

Ce genre difficile est représenté dans nos collections par quatre espèces dont voici la clef:

1. Côtés et surface inférieure du IV[e] article postabdominal lisses ou granuleux, mais sans crête granuleuse distincte. Front granuleux. *brevimanus.*
— IV[e] article avec deux crêtes granuleuses (lat. inf.). Front lisse. *kuanyamarum.*
— IV[e] article avec huit carènes, les latérales intermédiaires rudimentaires sauf en arrière. *granulatus.*
— IV[e] article avec dix crêtes, les latérales intermédiaires bien développées. Crêtes dorsales du V interrompues au milieu, mais alors doublées par une crête dorsale accessoire, composée de tubercules pas plus hauts que larges. *raudus.*

Parabuthus brevimanus Thorell.

Une femelle de Dombondola; un jeune du Kuvelaï.

Ces deux exemplaires correspondent dans tous leurs détails à la description de HEWITT. Notamment, les crêtes inférieures et

inféro-latérales des IIe et IIIe articles du postabdomen, par leur jonction, sont très caractéristiques. Les crêtes latérales du Ve article, peu marquées en avant, se terminent en arrière par trois lobes carrés proéminents. La couleur est jaune clair, un peu verdâtre sur l'abdomen.

C'est une espèce du Sud-Ouest africain, citée dans le Great Bushmanland, le Sud-Ouest, le Betchuana et jusqu'au Congo. La mission Rohan-Chabot l'a ramenée de la rivière Kuatiri (affluent du Kuvangu).

Parabuthus granulatus (H. & E.).

Dombondola: une femelle de 66^{mm} de longueur.

Mupanda: 7 femelles, pour la plupart gonflées d'œufs et prêtes à pondre (juillet).

L'espèce habite les aisselles des feuilles inférieures d'Aloès.

La couleur est jaune, le tronc plus foncé. Parfois le postabdomen est brunâtre ou même noirâtre. Il y a de 27 à 29 dents aux peignes. Nos exemplaires sont bien typiques dans tous leurs détails; la couleur générale paraît cependant plus claire.

La distribution de cette espèce comprend: le Namaqualand et le Kalahari; elle ne s'étend pas loin vers l'Est et le Sud. Nos deux stations, situées à la frontière sud de l'Angola, étendent, loin vers le Nord, l'aire distributive de cette espèce.

Parabuthus raudus Simon.

Mupanda: 5 femelles et 2 mâles.

Chimporo: 22 exemplaires, mâles et femelles.

Kakindo: 1 exemplaire.

Il s'agit ici de la forme redécrite par Kraepelin, puis par Hewitt sous le nom de *raudus ;* comme *villosus* est cité en Angola, nous avons soigneusement confronté les caractères des deux espèces. Mais les carènes dorsales du Ve article du postabdomen sont franchement interrompues au milieu et ne reprennent que confusément en arrière, caractère de *raudus*, tandis qu'elles sont nettes tout au long dans *villosus;* en outre, les carènes médianes du premier article sont lisses, les doigts de la pince plutôt courts et la villosité moindre.

L'espèce est citée au Kalahari (Simon), dans le Betchuanaland (Kraepelin), puis dans le Great Namaqualand (Hewitt). Nos

stations montrent qu'elle s'étend jusqu'à la limite supérieure du régime kalaharien.

Parabuthus kuanyamarum nov. sp.

Matériel: 3 femelles et 4 mâles venant de Mupanda, juillet 1933. Longueur de la plus grande femelle: 42^{mm}.

Couleur entièrement jaune, rougeâtre sur le postabdomen, un peu plus foncée sur le corps, plus claire sur les pattes; aiguillon brun.

Céphalothorax: aire interoculaire lisse, coupée par un sillon lisse aussi; surfaces finement chagrinées sur les côtés et derrière les yeux, au bord postérieur du céphalothorax; deux protubérances lisses derrière les yeux, séparées par un sillon finement chagriné.

Abdomen: segments lisses sur les côtés et en avant, chagrinés dans le voisinage de la carène et en arrière; carènes lisses. Dernier segment à quatre carènes finement tuberculeuses; surface située entre les carènes médianes, finement chagrinée; surfaces latérales plus grossièrement tuberculeuses. Sternites lisses, le dernier à quatre carènes indistinctes.

Postabdomen, article I: les quatre carènes inférieures lisses, les six autres un peu granuleuses. Surface supérieure chagrinée jusqu'au bord postérieur de l'article, assez large, finissant brusquement en escalier du côté antérieur. Surfaces intercarénales lisses dessous, granuleuses seulement en arrière sur les côtés.

Article II: carènes inférieures lisses, les supérieures granuleuses. Surfaces intercarénales lisses, les latérales granuleuses postérieurement, comme au premier article. Surface chagrinée supérieure étroite, occupant le fond d'un sillon et s'étendant jusqu'au bord postérieur de l'article.

Article III: les quatre carènes inférieures granuleuses, les latérales, les médianes et les dorsales presque effacées. Surface inférieure (entre les carènes médianes) un peu granuleuse, les autres lisses à l'exception des latérales un peu granuleuses postérieurement.

Article IV: carènes effacées à l'exception des deux latérales inférieures *nettes et granuleuses* (différence d'avec *brevimanus* et *calvus*). Surfaces granuleuses dessous et sur les côtés, postérieurement, comme à l'article précédent.

Article V: les deux carènes latérales inférieures seules marquées et fortement granuleuses, surtout postérieurement; surfaces infé-

rieures fortement granuleuses, de même que celles qui bordent supérieurement la carène subsistante. Surfaces supérieures lisses.

Vésicule: deux sillons ventraux: surfaces inférieures et latérales granuleuses. Villosité modérée.

Pince: main étroite, à peine plus large que le brachium; doigts courts, le mobile à peine plus long que la main (différence d'avec *calvus)*. Doigt mobile avec 9 à 10 rangées de granules, les internes se mettant en triple avec les deux premiers de chaque série.

Peigne de la femelle comptant 22 à 23 dents, la première courte et très fortement élargie; celui du mâle avec 25 à 26 dents, la première normale.

Discussion: cette nouvelle forme de Scorpion s'apparente avec *brevimanus* Thor et *calvus* Purc. Mais elle en diffère par l'aire interoculaire lisse, comme dans *laevifrons* Simon et par la présence de deux carènes au quatrième article du postabdomen. Ce caractère ne se trouve pas encore réalisé dans le genre; les espèces *brevimanus* et *calvus* n'ont aucune carène à cet article, les autres en ont huit ou dix. Il y a en outre des différences de détail portant sur l'aspect des différentes surfaces, du peigne, de la pince et des carènes du postabdomen.

Uroplectes Peters.

Nous avons rapporté six espèces de ce genre, dont l'une présente trois formes:

1. Tergites munis de trois carènes dorsales granuleuses, les latérales plus courtes. Au doigt mobile de la pince, les granules internes sont isolés, disposés vers l'extrémité de chaque série, celles-ci débutant par deux forts granules obliques; pas de dent sous l'aiguillon. 2.

— Tergites munis seulement d'une carène médiane; postabdomen sans carène distincte; granules internes isolés, situés vers le milieu de chaque rangée, au moins à la base du doigt. Une dent sous l'aiguillon. 3.

2. Main de la pince aplatie et élargie, beaucoup plus large que le brachium, à côté interne plus ou moins tranchant: dent basale du peigne de la femelle allongée et falciforme. *planimanus*.

— Main étroite, à peine plus large que le brachium, arrondie. Dent basale du peigne de la femelle variable. *carinatus*.

3. Tronc avec bande noire médiane. Granules externes (du doigt mobile de la pince) disposés par paires, granules internes toujours isolés. *otjimbinguensis.*
— Tronc avec une paire de bandes sombres, la carène claire (rarement sombre au milieu de l'espace clair), granules externes disposés par deux ou trois; granules internes isolés ou appairés. 4.
4. Postabdomen granuleux à la face ventrale, surtout aux segments IV et V; carènes dorsales un peu indiquées aux segments I et II. *vittatus.*
— Postabdomen à faces ventrales ponctuées de petites fossettes; carènes dorsales toutes effacées ou remplacées par des ponctuations, ou marquées seulement par la dent terminale. 5.
5. Au dernier tiers du doigt mobile de la pince, les granules terminaux de chaque série sont plus gros et très nettement séparés des précédents, appairés avec les granules internes. *occidentalis.*
— Ces granules à peine plus grands et à peine séparés des précédents, indistinctement appairés avec les internes. *fischeri.*

Uroplectes planimanus Karsch.

L'espèce varie notablement selon les régions; du reste les auteurs ne sont pas d'accord sur ses relations avec *U. carinatus* Pocock et en donnent des descriptions quelque peu divergentes. Ainsi Pocock dit que les carènes supérieures des segments I et II du postabdomen sont faiblement granuleuses, tandis que Kraepelin indique: « Cd. im I. und II. Segm. zehnkielig, *mit glatten Kiele* », ne faisant ainsi aucune distinction entre les carènes ventrales et les dorsales. Au IVe article, les carènes latérales intermédiaires sont nulles dans *planimanus*, bien marquées dans *carinatus* selon Pocock et Kraepelin; mais ce caractère doit être abandonné selon Hewitt. Au Ve article, Kraepelin indique trois carènes nettes. Le nombre des dents des peignes et supérieur à 30 selon Pocock, de 28 à 30 selon Kraepelin (1899), de 22 à 29 chez le mâle et de 20 à 27 chez la femelle, selon Hewitt.

Notre matériel, abondant, montre trois formes de ce Scorpion.

A. La première est celle que nous avons nommée, en 1929, *Uroplectes ngangelarum*; nous en possédons de nombreux exemplaires, tous bien semblables, venant de Vila da Ponte, rio Mbalé, Kakindo, Tumbolé, Indungu. En raison des divergences citées plus haut et en comparaison avec les deux autres formes, nous ne pouvons maintenir ce Scorpion au rang d'espèce, et il doit être rangé parmi les formes de *planimanus*. Cette variété est caractérisée: 1° par les carènes dorsales des segments I et II, nettement et assez grossièrement granuleuses, tandis qu'elles sont faiblement granuleuses (Pocock) ou même lisses (Kraepelin) dans *planimanus*; 2° par la présence au IVe article de quatre carènes seulement, les autres effacées, parfois presque complètement, ailleurs légèrement indiquées (huit carènes dans *planimanus* selon Kraepelin); 3° par l'absence de la carène médiane inférieure au Ve segment (présente dans *pl.* selon Kraepelin). Les peignes ne possèdent qu'un nombre réduit de dents, ordinairement 22 ou 23 chez la femelle, 24 ou 25 chez le mâle. Ces nombres sont inférieurs à ceux qu'indiquent Pocock et Kraepelin, mais sont contenus dans les limites assignées par Hewitt. La coloration est aussi différente: le bord frontal est toujours foncé, le postabdomen marqué par quatre lignes fines sur chaque article, suivant les carènes inférieures (2 lignes selon Kraepelin), le postabdomen n'est pas obscurci à son extrémité.

B. La deuxième forme, en plusieurs exemplaires mâles et femelles, vient de Mupanda et pourrait être nommée *Uroplectes planimanus kuanyamarum*. Les carènes du postabdomen sont celles de *ngangelarum*, mais la coloration d'ensemble est beaucoup plus claire et rappelle celle de *planimanus*. Le postabdomen, les pinces et les pattes sont d'un jaune très clair, sans aucune trace de foncé, sauf à l'aiguillon brun. En outre, chez les mâles, le postabdomen est proportionnellement plus grêle et plus allongé, surtout au IVe et V^e^ articles, presque égaux dans quelques exemplaires, le premier toujours plus court que le second dans *ngangelarum*. Chez la femelle, la dent basale du peigne est plus allongée et plus falciforme que dans cette dernière.

Des individus pris à Mupanda et à Kamba sont intermédiaires entre les deux variétés.

C. Un seul exemplaire, venant d'Ebanga, est extrêmement différent par sa couleur. Le tronc et le postabdomen sont noirâtres, la vésicule jaune clair, l'aiguillon brun. Les pattes sont de la même

couleur que le dos à leur face supérieure, plus claires à leur extrémité et à leur face inférieure. Les carènes sont celles de *ngangelarum.*

La présence de ce Scorpion est signalée en Angola par Hewitt (un mâle provenant du Dr Ansorge) puis par Louis Fage (entre le Kuvangu et Mukuva). C'est certainement l'espèce la plus répandue dans le centre de la colonie.

Uroplectes planimanus est une espèce du Sud africain (Mashona et Windhoeck). Elle est en outre citée par Hewitt dans les régions suivantes: Great Namaland et Damaraland, Mashona, Tette, chutes Victoria, Rhodésia du N.-E., Betchuanaland, Tati, Eastcourt, Transvaal. Nos stations, les plus équatoriales connues, agrandissent vers le centre africain l'aire distributive de l'espèce.

Uroplectes carinatus Pocock.

Nous attribuons à cette espèce, avec doute cependant, six exemplaires venant de Mupanda (deux mâles, une femelle), du Kuvelaï (un jeune mâle), de Kambisa (deux femelles). D'après Pocock cette espèce différerait de *planimanus* par les carènes inférieures du premier segment postabdominal fortement granuleuses, par la carène latérale intermédiaire forte au troisième segment, distincte au quatrième, et par la main du mâle normalement arrondie. Ces caractères ont été repris par Kraepelin; mais Hewitt (1917) dit que les carènes inférieures peuvent être lisses et que les caractères tirés de la conformation des carènes ne peuvent être utilisés: « The only satisfactory characters available for distinguishing the two species are the shape of the hands and the character of the basal pectinal tooth in the female ».

Nos exemplaires, tous de petite taille, se rapprochent étrangement de *planimanus ngangelarum*; mais ils ont la main non élargie, à peine plus large que le tibia et fort différente de celle de *planimanus.* Quant à la dent basale du peigne de la femelle, elle est un peu plus longue que les autres et légèrement élargie. C'est donc uniquement sur la forme de la main de la pince que nous pouvons nous baser pour séparer ces exemplaires de *planimanus.*

Purcell, Kraepelin et Hewitt ont distingué plusieurs variétés dans cette espèce: c'est de *mediostriatus* Kr. du Kalahari, que nos individus sont les plus proches.

Peut-être aussi pourrions-nous envisager ces exemplaires comme

appartenant à une race nouvelle de *carinatus*; mais ils sont trop jeunes pour que nous puissions les décrire avec certitude.

U. carinatus est répandu surtout dans la région occidentale du Sud africain, chaque variété occupant une aire particulière. Mais il n'était pas encore signalé dans des stations aussi élevées vers le Nord.

Uroplectes otjimbinguensis Karsch. v. *massacarum* n. v.

Dans notre mémoire sur les Scorpions d'Angola, nous avons cité cette espèce d'après un mâle du Chimporo; ce mâle n'avait sous l'aiguillon que quelques tubercules, le dernier un peu plus gros, mais ne pouvant passer pour une dent. A notre deuxième voyage, nous avons rapporté quatre exemplaires de ce Scorpion, semblables dans tous leurs détails à celui du Chimporo, mais ayant sous l'aiguillon une dent triangulaire nette. Nous pensons donc, en s'appuyant sur ce caractère, distinguer nos exemplaires du type d'*otjimbinguensis* et créer pour eux la variété *massacarum*.

Matériel: 1 femelle de Kampulu (type), 2 mâles de Kâmba, 1 jeune de Mupa.

La couleur est jaune-clair; les bords du céphalothorax et des tergites sont noirs; une bande noire médiane, élargie en avant des yeux et formant un triangle, occupe l'espace des carènes abdominales. Le postabdomen est un peu assombri à son extrémité; une raie médiane inférieure orne les segments II à IV; moitié proximale du segment V aussi brunâtre. Vésicule étroite, non marqué de noir; une petite dent triangulaire sous l'aiguillon. Postabdomen hérissé de longues soies éparses. Pattes et maxillipèdes clairs; doigts de la pince un peu assombris.

Surfaces des tergites grossièrement granuleuses à l'exception d'une double tache antérieure de la carène médiane et du bord antérieur. Pas de carène latérale. Sternites lisses avec chacun deux sillons latéraux, plus effacés au dernier.

Doigt mobile de la pince: 10 rangées de granules, les deux premiers de chaque série plus gros et disposés obliquement, surtout distalement. Un seul granule interne situé d'abord vers le milieu de la série correspondante, puis vers l'extrémité des dernières rangées. Ce granule est toujours isolé et ne s'appaire pas avec le distal voisin; celui-ci semblable aux autres granules.

Postabdomen: carènes absentes à tous les segments. Le premier article présente toutefois une ébauche de crête dorsale tuberculeuse; la face ventrale de tous les articles présente des ponctuations d'où naissent les poils. Faces supérieures des segments II à V avec des ponctuations plus ou moins rangées en lignes selon les carènes.

U. otjimbinguensis est d'après HEWITT une variété de coloration de *vittatus;* mais celui-ci, d'après KRAEPELIN, aurait les surfaces du postabdomen « nicht grubig nadelstichig » (ce qui est le cas pour nos exemplaires) et « höchstens runzelig oder fein gekörnt ». D'autre part, *U. chubbi* Hirst a le sillon médian supérieur des articles II à IV du postabdomen garni de granules, ce qui n'est pas le cas de nos exemplaires.

Les rapports entre ces formes s'établiraient ainsi:

1. Surfaces inférieures du postabdomen plus ou moins granuleuses dessous, non ponctuées: un tubercule sous l'aiguillon: une bande centrale claire bordée de foncé. *vittatus.*
— Surfaces inférieures ponctuées: une bande médiane noire sur le tronc. 2.

2. Pas de tubercule sous l'aiguillon; onze rangées de granules au doigt mobile de la pince. *otjimbinguensis.*
— Un tubercule sous l'aiguillon; dix rangées de granules. *otj.* v. *massacarum.*

U. otjimbinguensis est une espèce rare signalée seulement à Otjimbingue, dans le Damara et le Herreroland. L'aire distributive s'étend donc encore vers le Nord puisqu'elle comprend l'Angola, région frontière.

Uroplectes occidentalis Simon.

Matériel: 3 mâles, 1 femelle, venant de la Lunda (Tyihumbwé supérieur, dans la région de Dala).

Cette espèce appartient au groupe difficile des formes d'*Uroplectes* où les carènes postabdominales sont absentes ou marquées seulement par un tubercule final. Elle se distingue des autres, d'abord par les surfaces ponctuées du postabdomen, puis surtout par

la disposition des granules du doigt mobile de la pince. Ceux-ci sont disposés en douze séries, et, à l'extrémité, le granule final de chaque petite série est éloigné de ses voisins et distinctement plus gros qu'eux; en outre il s'appaire nettement avec le granule interne.

Ces caractères sont réalisés dans cette petite série de Scorpions de la Lunda. La coloration est toutefois un peu différente de celle décrite pour cette espèce: la couleur générale est assez sombre. Le céphalothorax est marbré de noirâtre, le front en avant et l'éminence oculaire noirs aussi. Les tergites ont des taches latérales marbrées de noir, la carène médiane sombre, mais les bords latéraux clairs; la surface inférieure du postabdomen est marquée de cinq fines lignes noires, dont les deux paires latérales s'unissent en tache distalement. Le segment V est noir en arrière, la vésicule brun-rouge avec l'aiguillon noir.

U. occidentalis n'est pas signalé dans l'œuvre de Hewitt. Il représente en effet, dans la faune des Scorpions d'Angola, un élément équatorial qui tranche avec les autres espèces, d'origine australe. L'espèce est signalée depuis Sierra Leone jusqu'au Congo, de la Somalie au Natal; en outre, dans les îles de la Sonde et en Cochinchine; Pocock la cite déjà de l'Angola.

Uroplectes vittatus Thor.

Nous attribuons à cette espèce un seul individu femelle recueilli sur les bords du Kului, mesurant 35^{mm} et ayant 18-19 dents au peigne, la première élargie.

L'abdomen est verdâtre avec une paire de bandes noires, un triangle noir sur le front et deux lignes de même couleur sur la carapace. Les pattes montrent des lignes noires sur le fond clair; les pinces sont noires avec l'extrémité des doigts clairs; une ligne foncée sous le postabdomen; vésicule jaune foncé. Chélicères réticulés de sombre.

Les granulations du doigt mobile de la pince sont semblables à celles de *fischeri*, mais la surface ventrale des segments IV et V du postabdomen est nettement granuleuse et aux deux premiers segments les carènes dorsales et dorsolatérales sont indiquées et granuleuses. C'est sur ces caractères que nous nous sommes basés

pour séparer cet individu des deux exemplaires de *fischeri* que nous avons rapportés et qui lui ressemblent beaucoup.

L'espèce est, selon Kraepelin, répandue en Caffrerie, au Transvaal et dans la baie de Delagoa; Hewitt ajoute le Betchuanaland, le Damara, l'Ovambo et le Kalahari Ouest. C'est encore un élément austral de la faune des Scorpionides d'Angola.

Uroplectes fischeri Karsch.

Deux spécimens: une femelle mesurant 53^{mm} venant du Kuvangu et un mâle de même longueur venant du Mukoti. Les peignes comptent dans les deux exemplaires 19 et 20 dents, la basale de la femelle très élargie.

La couleur est d'un jaune-rouge foncé. Une tache triangulaire préoculaire, deux raies obliques sur la carapace, une paire de taches sur chaque tergite, une large raie inférieure au postabdomen et des taches postérieures latérales à chaque segment, noirs. Cette coloration est celle de *fischeri*, *vittatus* et *occidentalis*, à peu de chose près. Les segments du postabdomen sont longuement velus. Une dent triangulaire sous l'aiguillon.

Les surfaces inférieures du postabdomen sont lisses; à un fort grossissement, elles apparaissent finement réticulées et ponctuées; en outre, de préférence sur les places des carènes, de grandes fossettes, plus rares et plus petites sur la vésicule. Les carènes dorsales des cinq segments sont marquées par quelques ponctuations et par une dent terminale. Les surfaces dorsales, concaves en section transversale, convexes en section sagittale, sont lisses et ne présentent que la très fine ponctuation indiquée plus haut, plus rare cependant qu'aux surfaces inférieures.

Au doigt mobile de la pince, à chaque petite série de granules, le dernier point est un peu plus grand et un peu séparé des précédents; il montre une tendance à former des paires avec le granule interne, mais cette disposition est beaucoup moins accusée que dans *occidentalis*.

U. fischeri est une espèce plutôt orientale; nos individus pourraient former une race valable de cette espèce, différant du type par la présence de douze séries de granules au doigt mobile de la pince (onze dans *fischeri*) et par la double ponctuation décrite plus haut, qui n'est pas signalée par les auteurs.

Scorpionidae.

Opisthophthalmus lundensis nov. sp.

5 femelles adultes, 1 mâle et 2 jeunes; le plus grand exemplaire mesure 86^{mm}.

Couleur d'un brun rougeâtre ou verdâtre; céphalothorax plus jaune et plus brillant, les tergites grisâtres et mats en avant, plus bruns et brillants en arrière chez la femelle, mats partout chez le mâle. Postabdomen de couleur peu différente, les surfaces supérieures parfois plus claires. Vésicule plus claire à aiguillon brun. Pattes jaunes, les extrémités des articles marquées d'une petite tache foncée. Pinces et chélicères jaunes, à doigts bruns. Sternites jaunes, brillants.

Céphalothorax: front échancré au milieu; sillon préoculaire lisse, non fourchu, mais seulement élargi à son extrémité antérieure. Sillon interoculaire lisse, non bordé de tubercules. Yeux centraux reculés au delà du milieu du céphalothorax (8^{mm} et 6^{mm}) aux quatre septièmes environ. Espace compris entre les yeux et le front lisse, mais côtés granuleux. En arrière une profonde impression centrale et deux latérales obliques puis franchement transversales vers l'avant. Tergites III à IV munis d'une carène médiane, le dernier sans carène, granuleux par places. Sternites lisses, le dernier sans carène.

Postabdomen: article I: carènes à peu près effacées, lisses, sauf les dorsales et les dorsolatérales qui sont indistinctement indiquées par quelques granules.

Articles II et III: les carènes sont pareilles, mais un peu mieux marquées.

Articles IV: carènes encore mieux marquées, les inférieures devenant un peu tuberculeuses, les dorsales plus nettes.

Article V: carène inférieure irrégulière, fortement tuberculeuse, les latérales inférieures plus régulières, très granuleuses aussi.

Vésicule: deux sillons lisses, limitant trois champs granuleux.

Surfaces supérieures toutes lisses, les inférieures et latérales lisses aussi, sauf la cinquième qui est granuleuse.

Villosité développée, à soies longues.

Palpe: Main courte et large, pas plus longue que large, à surface supérieure arrondie, à bord interne assez tranchant, à surface supérieure finement granuleuse, les granules placés en lignes réticulées. Carène du doigt peu marquée. Mors du doigt immobile formé de cinq rangées concaves de granules, situées sur le même plan et séparées par des tubercules plus gros; quelques granules hors série près de l'extrémité. Surfaces inférieures lisses, avec quelques granules épars. — Coxa: surface touchant le lobe maxillaire de la première patte lisse. Fémur quadrangulaire, les quatre carènes granuleuses, les surfaces antérieure et supérieure tuberculeuses. Tibia à dessous lisse, portant au bord externe quelques trichobothridies; carène supérieure antérieure granuleuse. Chez le mâle, la main est plus étroite et plus allongée, la carène digitale, mieux marquée, sépare deux surfaces planes.

Tarses: dernier article des pattes à lobes latéraux arrondis portant 4-5 épines; à son bord inférieur, 4 épines; aucune épine mais des soies au bord externe. Protarsus des pattes I et II avec une frange externe de soies raides, mais sans épine; tarses III et IV sans épine au bord externe inférieur.

Peigne: celui de la femelle est très court et ne porte que 11 à 13 dents, celles-ci ne commençant qu'au tiers de la longueur totale; partie basale à bords légèrement divergents. Le peigne du mâle porte 25 dents; la main de son maxillipède est plus allongée que chez la femelle.

Discussion: c'est de *Opisthophthalmus wahlbergi* Thor. que cette nouvelle espèce est la plus proche. La conformation des tarses et des protarses des pattes est la même, les sternites sont lisses dans les deux sexes, la vésicule est granuleuse dessous, etc. Mais le peigne est beaucoup plus court puisqu'il ne compte que 11 à 13 dents d'ordinaire, tandis qu'il en montre 15 à 22 dans *wahlbergi* (17 à 20 d'après Kraepelin). Le céphalothorax est pareil dans les deux sexes, parfaitement lisse dans le triangle interoculaire, un peu granuleux ailleurs, tandis qu'il est différent chez le mâle de *w.* Le bord frontal est profondément échancré dans les deux sexes, « in der Mitte kaum eingeschnitten » (Kraepelin) dans *w.*

De *adustus* Kraep., il diffère par les sternites tous lisses dans les deux sexes, par la vésicule tuberculeuse dessous; mais il y ressemble par le nombre de dents au peigne et par la réticulation de la surface supérieure de la pince.

II. SOLIFUGAE

Nous connaissons peu de choses concernant les Solifuges d'Angola : Kraepelin, dans le « Tierreich », ne cite qu'une fois le Benguella, pour *Solpuga lethalis* Koch ; dans les résultats de la Mission Rohan Chabot, Louis Fage mentionne trois espèces: *Solpugema (Solpuga) hostilis* White, *Zeriassa (Zerissa) cuneicornis* Purc. et *Chelypus macronyx* Hewitt. Röwer (Bronns Kl. u. Ordn. des Tierreichs, V, 4, 4, 1934) ajoute encore les espèces suivantes: *Mossamedessa abnormis* Roewer (Mossamédès), *Hemiblossia bouvieri* Kraep. (Cours supérieur du Zambèze, dont un tronçon traverse l'Angola), *Solpuga venator* Pocock (Mossamédès), *Solpuga schönlandi* Pocock (Cours sup. du Zambèze), *Solpuga orthoceras* Roewer (Mossamédès), *Solpugopa angolensis* Roewer (Mossamédès).

La liste des douze espèces de Solifuges connus d'Angola s'établit ainsi:

Chelypus macronyx Hewitt	riv. Kuatiri
Mossamedessa abnormis Roewer . . .	Mossamédès
Hemiblossia bouvieri Kraepelin . . .	cours sup. du Zambèze
Zeriassa cuneicornis Purcell	rive droite du Zambèze
Solpugassa furcifera Kraepelin . . .	Dombondola
Solpuga lethalis Koch (ou *rectus* Hewitt ?)	Benguella
» *sericea* Pocock	Kakindo, rio Mbalé
» *venator* Pocock	Mossamédès
» *schönlandi* Pocock	cours sup. du Zambèze
» *orthoceras* Roewer	Mossamédès, rio Mbalé
Solpugema hostelis White	riv. Kubya, Luankundu
Solpugopa angolensis Roewer	Mossamédès

Collections.

Solpugassa furcifera Kraep.

Un exemplaire mâle, venant de Dombondola, à l'extrême Sud de la colonie. L'espèce vient du Damara et de Walfish Bay (Windhuk, Osire, Rehoboth, Herreroland S.); notre trouvaille démontre qu'elle s'étend plus au Nord.

Solpuga sericea Pocock.

Un mâle et une femelle de Kakindo.

Six mâles et une femelle du Rio Mbalé.

Ces exemplaires concordent parfaitement à la description qu'en donne Kraepelin; au temps de la parution du « Tierreich » (Lief. 12, 1901), la femelle de cette espèce n'était pas connue.

L'espèce a été décrite du Mashonaland; en outre: Nyassaland, Rhodesia, Congo belge, S.O. africain.

Solpuga orthoceras Röwer.

Quatre femelles, venant du Rio Mbalé.

L'espèce, découverte à Mossamédès, a été tout récemment décrite par Röwer (1934).

III. OPILIONIDES

Les quelques Opilions trouvés ont été déterminés par le Dr Roewer, de Brême. Ils appartiennent à deux espèces, de la famille des *Assamiidae*.

1° *Rhabdopygus fuscus* Rwr. 8 ♂♀, Kalukembé.

Distribution: Gabon, Congo français, Camerun, Congo belge, Guinée portugaise.

2° *Hypoxestus obscurus* Rwr. 3 ♂♀, Ebanga.

Distribution: Est africain, Uganda.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

1. Pocock, R. I.: *A Further Revision of the Species belonging to the South-African Genera Uroplectes, Lepreus and Tityolepreus.* Ann. Mag. Nat. Hist. (6) 17, 1896, p. 377-393.
2. Kraepelin, K.: *Scorpiones und Pedipalpi.* Das Tierreich, Lief. 8, 1899.
3. Hirst, S.: *On a Collection of Arachnida and Chilopoda ... in Rhodesia.* Mem. Proc. Manchester Lit. Phil. Soc., 1911-12, vol. 56, n° 2.
4. Kraepelin, K.: *Skorpiones und Solifugae.* Beitr. zur Kennt. d. Land- und Süswasserfauna Deutsch-Südwestafrikas, Lief. 1, 1914, p. 105-136.
5. Hewitt, John.: *A Survey of the Scorpion Fauna of South Africa.* Trans. Roy. Soc. South Africa, vol. VI, 1917, p. 89-192.
6. Monard, Albert: *Matériaux de la Mission scientifique suisse en Angola, Scorpiones.* Bull. Soc. neuch. sc. nat., t. 54, 1929, p. 37-43.
7. Kraepelin, Karl: *Palpigradi und Solifugae.* Das Tierreich, Lief. 12, 1901.
8. Roewer, C. Fr.: *Solifugae, Palpigradi*, in: Brown's Kl. u. Ordn. des Tierreichs, V. Bd., IV. Abt., 4. Buch, 1.-5. Lief., 1932-1934.

Tome 44, nº 14. — Avril 1937.

Die Frühentwicklung eines Centetinen (*Hemicentetes semispinosus Cuv.*).

von

H. BLUNTSCHLI
Direktor des Anatomischen Institutes der Universität Bern.

Mit 7 Textfiguren.

Das dotterarme Ei der placentalen Säugetiere *(Eutheria)* entwickelt durch seine Furchung eine massive Morula. Ihre periphere Zellage liefert in der Folge den Trophoblast, indessen die zentralen Zellen den Embryonalknoten bilden. Streeter hat erst neuerdings wieder für den *Macacus*-Keim die seiner Meinung nach fundamentale Bedeutung dieser zweiteiligen Entwicklungsrichtung in der ersten Etappe der Placentalierfurchung betont. Mit dem Auftreten von freier Flüssigkeit im Inneren des Keimes entwickelt sich aus der Morula eine Blastocyste, deren Weiterentwicklung für den Trophoblast zur Implantation und für den Embryonalknoten zur Keimblätterbildung führt, sich aber in den verschiedenen Ordnungen recht ungleich verhält.

Die holoblastische Furchung und das Zustandekommen einer Morula bei allen bisher erforschten Placentaliern wird aus der « sekundären » Dotterarmut ihrer Eier erklärt. Damit erscheint der Embryonalknoten als Homologon des embryobildenden Bezirkes in der mehrschichtigen Furchungsscheibe der meroblastischen Amnioten. Diese sehr weit verbreitete Lehre gründet sich auf die Annahme, die Ableitung der Placentalier (und überhaupt der Säugetiere) sei nur von oviparen Vorfahren mit dotterreichen Eiern möglich. Als besondere Stützen gelten dabei 1. das ovipare Monotremenverhalten, 2. der einigermassen intermediäre, semivivipare Entwicklungsmodus bei den Marsupialiern *(Metatheria)*

und 3. die Tatsache, dass bei einem Teil der Placentalier ein Faltamnion und eine paarige Herzanlage vorkommen.

Die geschilderte Betrachtungsweise ist aber in mehrfacher Hinsicht unbefriedigend. Ihr gelten das Entstehen der Amnionhöhle durch Spaltbildung und das Bestehen einer unpaarigen Herzanlage bei vielen Säugern als sekundär abgewandelte Entwicklungsmodi, obgleich solches gerade bei den tiefstehenden Insectivoren, den Primaten, Chiropteren und vielen Nagern vorkommt und bei anderen Säugetieren, die ihr definitives Amnion durch Faltung bilden, öfters ein temporäres Spaltamnion vorausgeht.

So wird wohl begreiflich, dass Forscher wie HUBRECHT, DA COSTA, DE LANGE und andere zu dieser Fragestellung einen ganz anderen Standpunkt eingenommen haben. Ihnen ist die Dotterarmut des Placentaliereies und sein holoblastischer Furchungstypus ein primärer Zustand, der auf hypothetische Uramnioten zurückgehe. Sie leiten die Viviparität der Placentalier nicht aus der Oviparität echter Reptilien ab, sondern nehmen an, dass schon unter den primitiven Amnioten Formen mit relativ dotterarmen Eiern bestanden hätten, die sich im Mutterleibe weiter entwickelten und die eine Totalfurchung sowie eine Spaltamnionbildung aufwiesen. Diese Autoren knüpfen also an eine ovovivipare Entwicklungsweise an, wie solche vereinzelt auch bei manchen Reptilien vorkommt. Das ganze Problem wird noch verwickelter, sobald man an die ungemein verschiedenartigen Placentationstypen der Säugetiere denkt. Auch da ist die Frage oft erwogen worden, welche Placentationsart besonders ursprünglich sei. Und wieder zeigt sich, dass die als hochdifferenziert geltende hämochoriale Placenta schon bei den Insectivoren auftritt und auch in der Primatenreihe (mit Ausnahme der Lemuriden) sich überall vorfindet.

Hier soll über neuere, zum Teil gemeinsam mit R. H. GOETZ ausgeführte Untersuchungen bei *Hemicentetes* berichtet werden, einem etwa maulwurfsgrossen Vertreter der madagassischen Borstenigel, nach einem von mir im Jahre 1931 selbst gesammelten und in lebensfrischem Zustand konservierten Material. Aus dem Umstand, dass die Centetiden zu den tiefststehenden Insectivoren der Gegenwart gehören und dass wir auch über die Frühentwicklung von *Erinaceus*, *Talpa*, *Sorex*, *Tupaja*, sowie teilweise von

Chrysochloris einigermassen Bescheid wissen, ergibt sich die Bedeutung der in Vielem höchst eigenartigen Frühentwickelung des genannten Centetinen. Die Untersuchungen wurden sehr erleichtert durch die ganz auffällig grosse Fruchtbarkeit der Borstenigel. Es war bekannt, dass *Centetes* bis zu 22 Junge wirft. Ich habe aber ein *Centetes*-Weibchen mit nicht weniger als 32 schon weit entwickelten Föten eröffnen können. Der sehr viel kleinere *Hemicentetes* dürfte dagegen höchstens 10 Junge gebären, da keiner der von mir konservierten Uteri gravidi mehr als 10 Fruchtkammern enthielt, die meisten sogar nur 6 bis 8. Aber die Zahl der Eier, die sich bei *Hemicentetes* in einer Ovulationsperiode aus seinem Ovarium lösen und die fast durchwegs zur Befruchtung kommen, ist sehr viel grösser. Beweis dafür sind mir zahlreiche Schnittserien, jeweils durch ein Horn des Uterus bicornis, worin sich je bis zu 20 Furchungsstadien oder junge Blastocysten auffinden liessen. Das heisst nichts anderes, als dass nur ein kleiner Teil der befruchteten Eier wirklich zur Implantation gelangt.



Fig. 1.

Querschnitt durch das Ovarium und Infundibulum tubae von *Hemicentetes* (1557). Im Zentrum gefüllte Blutgefässe und weite Lymphwege, in der Rinde Primär- und Secundärfollikel. Um das Ovar eine geschlossene Kapsel. Aus Ins. Ser. 47, Objekt 85/2. Mikrophot. 13 × vergr.

Auch das Ovarium und die Ovulation von *Hemicentetes* verhalten sich sehr merkwürdig. Die Eierstocksoberfläche ist lappig-bucklig und rings von einer Ovarialkapsel umschlossen. Der Kern des Ovars besteht aus massenhaften weiten Lymphräumen und Blutgefässen und seine Rinde fast nur aus Primär- und Sekundärfollikeln in sehr grosser Anzahl. Echte Graaf'sche Follikel mit einer grösseren Liquorhöhle kommen dagegen nicht vor. Es kann daher bei *Hemicentetes* auch nicht zu einem richtigen

Follikelsprung kommen; vielmehr werden, ähnlich wie bei den Reptilien und Monotremen, die nur wenig aufgelockerten Sekundärfollikel mit der Eizelle durch die perifollikuläre Lymphstauung

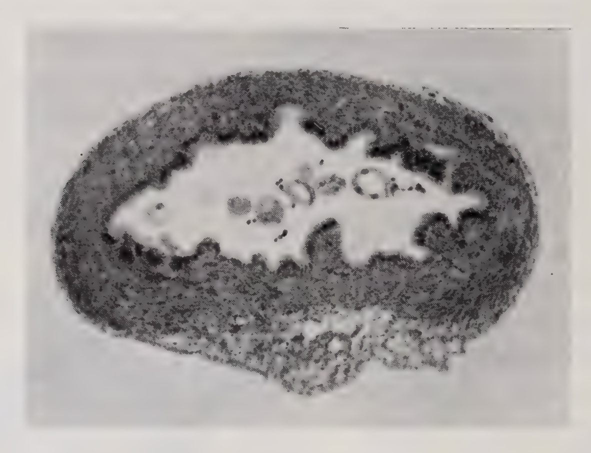


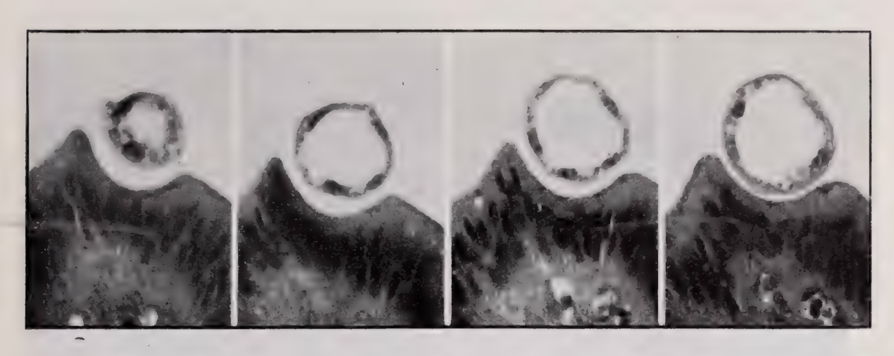
Fig. 2.

Diverse Furchungsstadien und junge Blastulae frei im Anfangsteil der Ampulla tubae von *Hemicentetes* (1543). Aus Ins. Ser. 45, Objekt 2/2. Mikrophot. 75 × vergr.

vom Eierstock auf- und abgesprengt. Vielfach sind in der Ampulla tubae die Furchungsstadien und jungen Blastocysten noch von zahlreichen Follikelzellen umgeben. Die Befruchtung erfolgt im Infundibulum, vielleicht teilweise schon in der Ovarialkapsel.

Das nahezu kugelige oder leicht ovoide *Hemicentetes*-Ei besitzt einen grössten Durchmesser von ca. 60 μ. Es gehört, obgleich etwas grösser als das Igelei, zu den kleinsten Placentaliereiern und ist recht dotterarm. Eine 2-3 μ dicke Zona pellucida umschliesst es und innerhalb dieser spielt sich die Furchung und (noch innerhalb der Ampulle) auch die Blastocystenbildung ab. Schon nach den ersten Teilungen treten zwischen den Blastomeren einige interzelluläre Räume auf, die in der Folge rasch zusammenfliessen und dann ein weites Blastocoel in dem einschichtigen, durchaus blastulaartig gewordenen Keim liefern. Seine Zellwand aber lässt schon jetzt eine deutliche, nicht immer gleich stark ausgesprochene Polarität erkennen. Dort, wo die grösseren Kerne dichter beieinanderlagern, ist der Embryonalpol zu suchen und hier bildet sich bald darauf ein zunächst flach bleibender Embryonal-

knoten aus. Es leitet also das Blastulastadium direkt in eine typische Blastocyste über, ohne dass ein Morula-Stadium durchlaufen wird.



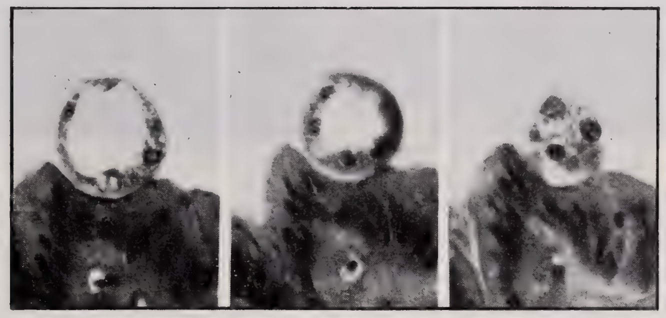


Fig. 3.

Die sieben aufeinander folgenden 7.5 μ dicken Schnitte durch eine Blastula von *Hemicentetes* (1563). Sie liegt der Schleimhaut des Uterushornes lose an. Aus Ins. Ser. 43, Objekt 35/12-18. Mikrophot. 295 × vergr.

Noch bevor die dünnwandige Blastocyste auf die doppelte Grösse der befruchteten Eizelle herangewachsen ist, wird sie unregelmässig ovoid und sprengt jetzt die in Auflösung befindliche, gedehnte Zona pellucida, nachdem sich zwischen dieser und dem Epithel des Uterushornes ein zartes, aber dichtes Gerüstwerk aus protoplasmatischen Fäden ausgebildet hat, an dessen Entstehung sternförmig gewordene Follikelzellen beteiligt zu sein scheinen. Darin ist nur eine Implantationsvorbereitung zu sehen, die eine erste, noch leicht zerstörbare Anklebung vorstellt. Reaktive Erscheinungen von Seiten der Mucosa fehlen jetzt noch vollständig. Die Anklebungsstelle und damit später auch der

Implantations- bezw. Placentationsort liegt stets an der Vorder- oder der Hinterwand der Schleimhaut eines Uterushornes und zwar noch in dessen Hauptlumen, sowie immer dicht bei der Einmündung von Drüsen.



Fig. 4.

Blastocyste mit Embryonalknoten, einer Drüsen-Krypte des Uterushornes von *Hemicentetes* (1557) frei anliegend. Aus Ins. Ser. 47, Objekt 15/2. Mikrophot. 395 × vergr.

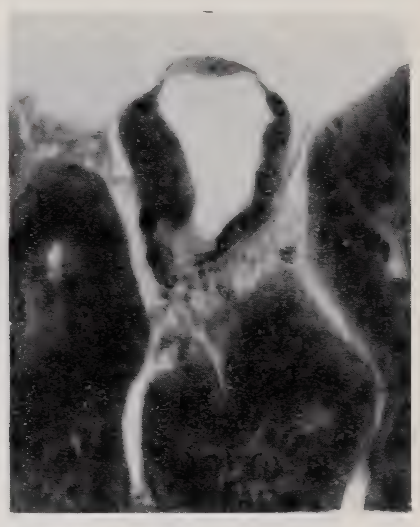


Fig. 5.

Keimblase von *Hemicentetes* (1557) im Stadium der Anklebung an die Schleimhaut des Uterushornes. Die Zona pellucida ist oben gesprengt, seitlich aber noch gut erkennbar. Aus Ins. Ser. 47, Objekt 22/2. Mikrophot. 395 × vergr.

Mein bislang jüngstes Stadium (die Untersuchung der zahlreichen Serien ist noch nicht beendet) von einem tatsächlich implantierten Keim ist ein dick-linsenartig-kugliges Bläschen mit Durchmessern von 120-140 μ, das nur mit seiner einen Hälfte in die Oberfläche der Schleimhaut eingesunken ist. Es besitzt fast überall noch eine einschichtige Trophoblastwand aus kubischen Zellen und hat im Gebiet der Einsenkung in die Mucosa deren Epithel zu einem Plasmasee aufgelöst, stellenweise auch schon Drüsenepithelien im Mündungsabschnitt der Drüsen angegriffen. Im unterliegenden und im umgebenden Bindegewebe der Implantationsschleimhaut aber hat eine starke Faser- und Kapillarvermehrung Platz gegriffen und auch eine deutliche Deciduazellbildung eingesetzt. Zur Eröffnung mütterlicher Blutgefässe

ist es jedoch nirgends gekommen. Im Innern der Keimblase liegt, und zwar in noch ziemlich breitem Zusammenhang mit dem zell-

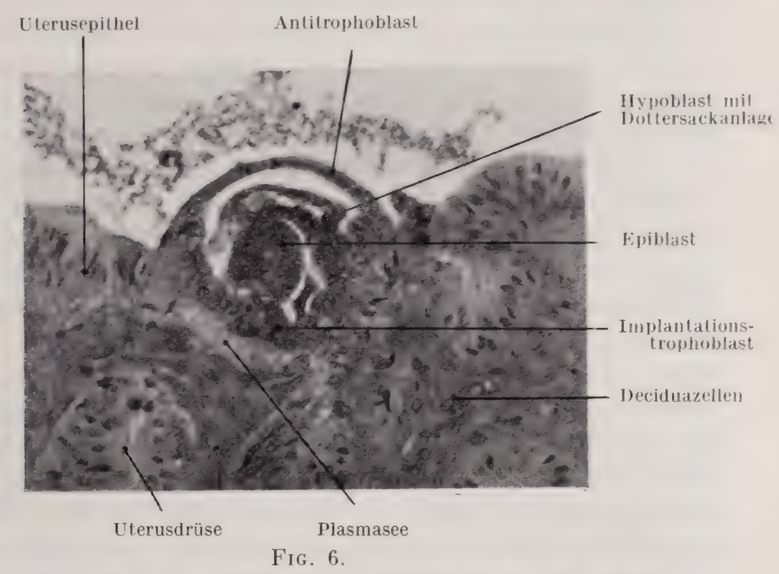


Fig. 6.

Implantierter junger Keim von *Hemicentetes* (1547) im Stadium der Dottersackbildung. Aus Ins. Ser. 13 *a*, Objekt 5/3. Mikrophot. 210 × vergr.

reichen Implantationstrophoblast, der kuglig-knopfartige Embryonalknoten. Sein Zentrum birgt eine noch winzige Lücke. Sie ist der Anfang der Amnionhöhlenbildung. Mit dem Embryonalknoten steht der schon gebildete Hypoblast teilweise noch in einem direkten Zusammenhang, hat sich aber stellenweise schon delaminiert. Er bildet nach der freien Seite der Keimblase hin eine flachgedrückte, teilweise schon spaltartig ausgehöhlte Dottersackanlage, die einen guten Teil der oberen Hälfte der gesamten Blastocystenhöhle ausfüllt, während der Embryonalknoten von deren unterer Hälfte viel Platz beansprucht. Dieses und etwas weiter gediehene Stadien beweisen, dass das Entoderm durch Delamination gebildet wird, die Dottersackanlage anfangs massiv ist, die Dotterhöhle durch Dehiszenz entsteht, und dass ein typisches Spaltamnion mit einer Archamnionhöhle zustande kommt.

Über das Verhalten der weiteren Entwicklungsvorgänge bei *Hemicentetes* bis zum Auftreten des Mesoderms wird demnächst eine ausführliche Arbeit von Dr. Goetz in der Zeitschrift für

Anatomie und Entwicklungsgeschichte erscheinen, auf die ich verweise. Aber auf eine Feststellung seiner sehr schönen und wichtigen Ergebnisse muss ich hier zu sprechen kommen, weil es sich dabei um einen Vorgang handelt, der in der Lehre von der Säugetierontogenie ebenfalls ein gewisses Novum vorstellt und wohl ein sehr ursprüngliches Verhalten ausmacht. Wir sahen, wie die Implantation des *Hemicentetes*-Keimes nur in der Oberfläche der Schleimhaut und unter Einschmelzung bloss von deren Epithel statthat, während in dieser und in den sofort anschliessenden Phasen weder das Bindegewebe noch die Gefässwände angegriffen werden. Der Implantationstrophoblast entfaltet seine histolytische Leistung somit wenigstens anfangs nur gegenüber dem Oberflächenepithel und Teilen des Drüsenepithels. Er wird sehr bald zweischichtig und dringt dann tief in die ihres Epithels entkleideten, streckenweise nur noch durch ihren Bindegewebsmantel gebildeten Drüsenröhren vor, während allerdings in den Drüsenenden das Epithel weiter bestehen bleibt. Die andere Keimblasenhälfte aber, mit dem einschichtig und noch lange inaktiv bleibenden Antitrophoblast, wölbt sich zunächst frei in das Lumen des Uterushornes vor und kommt sehr bald mit der zentralen Delle des noch zu besprechenden falschen Placentarkissens in Kontakt, ohne aber vorläufig an ihr Anheftung zu nehmen.

Dem ziemlich oberflächlich bleibenden, zunächst zweifelsohne syndesmochorialen Implantationsmodus von *Hemicentetes* steht bei unserem europäischen *Erinaceus* eine wesentlich tiefergreifende, sehr bald hämochorial werdende Einbettung gegenüber. Die Keimblase dringt hier in eine Schleimhautfalte ein, entwickelt sich ungemein früh ringsherum eine dicke, schwammige, sehr aktive Trophoblastschale, bringt durch diese viele mütterliche Blutwege zur Eröffnung und wird rasch durch die Ausbildung einer von der umgebenden Schleimhaut vorwuchernden Decke allseitig umschlossen, d. h. es bildet sich beim Igel eine Decidua capsularis aus, seine Einbettung ist eine excentrische und interstitielle.

Die Anheftungsart bei *Hemicentetes* kann nur eine viel geringere Keimesbefestigung schaffen. Sie müsste als ein recht unvollkommener Modus angesehen werden, wenn nicht eine andere Einrichtung hinzukäme, die gleichzeitig mit der Implantation auftritt, und die einigermassen dieselbe Rolle zu erfüllen hat, wie die Decidua capsularis beim Igel und anderen hämochorialen Placentaliern.

Diese Einrichtung ist in dem falschen Placentarkissen gegeben, das oben erwähnt wurde. Es ist ein mächtiger, vor dem Einsetzen der Implantation noch vollständig fehlender Schleimhautzapfen, welcher von der der Implantationsstelle gegenüber gelegenen Uterushornwand ausgeht, sich quer durch das Hornlumen über die freie Hälfte der implantierten Keimblase vorstülpt, somit an seiner Kuppe durch diese eingedellt werden muss und anfangs in viel höherem Grade als die noch kleine Keimblase die beträchtliche Grösse der jungen Fruchtkammer bedingt. Da die Schleimhaut dieses Zapfens nur eine äusserst starke ödematöse Durchtränkung ihrer Bindesubstanz aufweist, aber weder das Oberflächenepithel noch die Drüsen Anzeichen von Aktivität erkennen lassen, auch eine stärkere Durchblutung fehlt, kann nur von einer kräftigen und dabei streng lokalisierten Schleimhautquellung gesprochen werden, die offenbar rasch entsteht. Dagegen bildet sich in der Folge das falsche Placentarkissen nur langsam zurück und zwar genau in dem gleichen Grade, wie die Keimblase an Grösse zunimmt, deren freier Teil sich sehr viel schneller ausdehnt als die Implantationsstrecke. Das hängt vor allem mit der rasch entstehenden und erheblichen Vergrösserung des zartwandigen blasenartigen Dottersackes zusammen, den nach aussen der inaktiv gebliebene einschichtige Antitrophoblast überzieht. Vorübergehend kommt dabei ein höchst absonderlicher Zustand zur Ausbildung, in welchem die aus dem Wachstum des Dottersackes stark vergrösserte Kuppendelle zur tiefen Aushöhlung einer aus dem Zapfen entstandenen Schleimhautglocke geworden ist, deren Ränder die ganze glattwandige Strecke der Chorionblase bis an den Umriss des klein gebliebenen Implantationsgebietes umreifen. Im Zapfenstadium liegen sich Dellenepithel und Antitrophoblast nur locker an, im Glockenstadium kommt es zu einer einfachen Anheftung und jetzt zeigen sich auch in der Dottersackwand zahlreiche kleinere Blutgefässe. Es lässt sich somit von der Ausbildung einer temporären Dottersackplacenta sprechen. Sie bleibt höchst einfach und bildet sich später ebenso zurück, wie die ganze Einrichtung des falschen Placentarkissens.

Von einem « falschen » Placentarkissen musste gesprochen werden, im Gegensatz zu den echten placentaren Kissenbildungen der Uterusschleimhaut, die immer auf der Implantationsseite liegen. Die letztere zeigt bei *Hemicentetes* keine Quellung oder nennens-

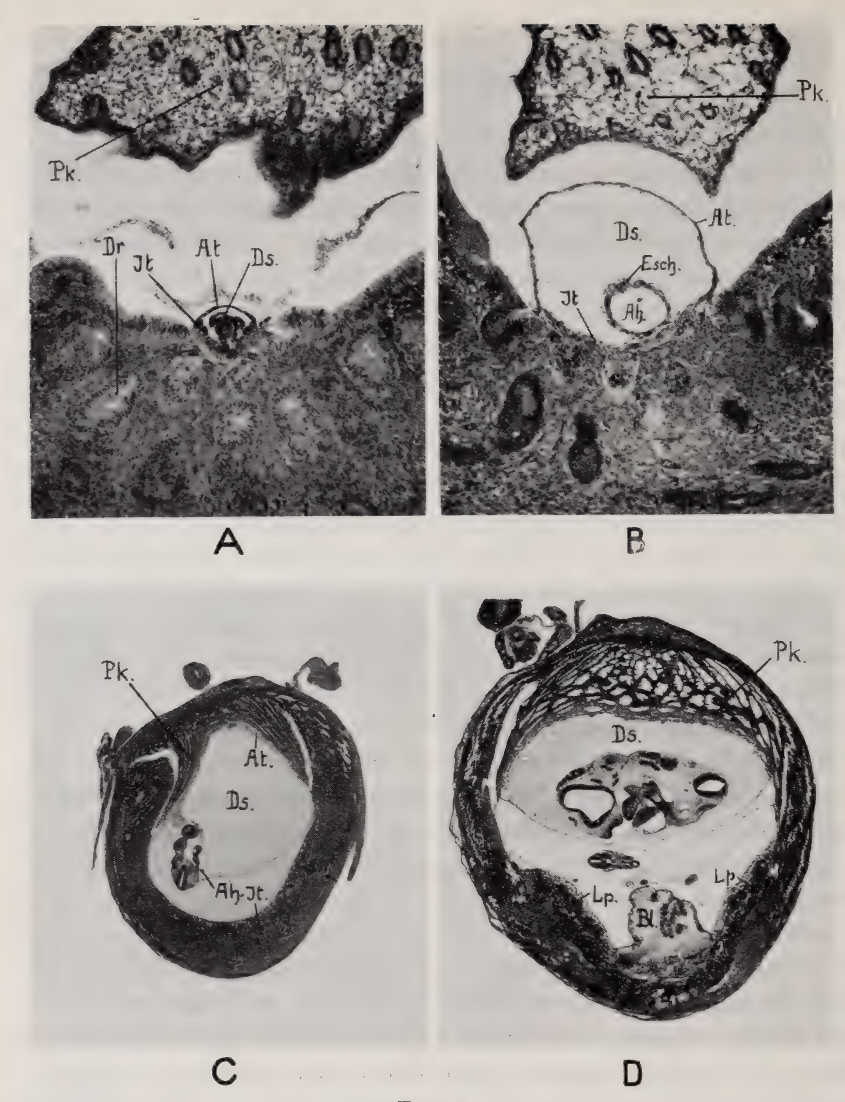


Fig. 7.

Vier verschieden alte Stadien in Querschnitten je durch eine Fruchtkammer von *Hemicentetes*-Keimen. Im Mikrophotogramm liegt jedesmal das falsche Placentarkissen oben, während der Keim sich zwischen der Implantationszone (unten) und dem Kissen vorfindet.

A. zeigt den gleichen Keim wie Fig. 6 in situ. *B*. ein etwas älterer Keim im Stadium des Embryonalschildes (1567, Ins. Ser. 16 *c*, Obj. 28/16). Vergr. bei *A* und *B* 60fach. *C*. Eine Fruchtkammer von 4½ mm äusserem Durchmesser mit grossem Dottersack und glockenförmigem Umgreifen desselben durch das Placentarkissen. (Von Nr. 1474, aus Ins. Ser. 44 *b*, Obj. 19/16.) *D*. Eine Fruchtkammer mit 6 mm äusserem Durchmesser. Am Placentarkissen angehefteter Dottersack, in den hinein eingedellt sich der Hauptteil des Embryos mit dem ihm eng anliegenden Amnion verlagert hat. Unten ist die Labyrinthplacenta in Bildung begriffen und der zentrale Blutbeutel entstanden. (Von Nr. 1491, aus Ins. Ser. 48, Obj. 22/4.) Vergr. bei *C* und *D* 8fach.

Für alle Einzelbilder gilt: Ah = Archamnionhöhle; At = Antitrophoblast; Bl = Blutbeutel; Dr = Uterusdrüsen; Ds = Dottersack; Esch = Embryonalschild; It = Implantationstrophoblast; Lp = Labyrinthplacenta; Pk = falsches Placentarkissen.

werte Verdickung im Vergleich mit den seitlichen Anschlussstrecken. Nur bei *Chrysochloris* scheint nach den Angaben von de Lange etwas ähnliches, aber lange nicht so markant ausgebildet wie das falsche Placentarkissen von *Hemicentetes*, vorzukommen.

Zusammenfassend ist zu sagen, dass die Frühentwicklung des *Hemicentetes*-Keimes eine ganze Reihe von Zuständen zu erkennen gibt, die wohl geeignet sind, ein neues Licht auf den ursprünglichen Entwicklungsgang der Placentalierontogenie zu werfen: sein Ei ist sehr klein und dotterarm, die Furchung durchläuft ein Blastulastadium und geht über eine schon in dieser Phase vorhandene Polarität, ohne eine Morula auszubilden, direkt in eine typische Säugerblastocyste über. Die Ausbildung eines Archamnions, die Dottersackbildung durch Dehiszenz teilt *Hemicentetes* mit vielen anderen Insectivoren und Primaten. Aber sein Keim bildet keine dicke Trophoblastschale aus und geht nicht schon sehr früh zu einer hämotrophen Ernährungsweise über, wie beim Igel. Seine Implantation betrifft nur die eine Keimblasenhälfte und ist wenigstens anfangs nur eine syndesmo-choriale. Es wird auch keine Decidua capsularis ausgebildet, sondern deren Rolle durch die Hervorbringung eines der Implantationsstelle gegenüberstehenden falschen Placentarkissens erfüllt. Eine temporäre, sehr einfach bleibende Dottersackplacenta kommt vor. Da die Allantoisbildung und die Entwicklung der *Hemicentetes*-Placenta noch nicht untersucht werden konnten, bleibt noch manches offen, aber sicher ist, dass sich bei *Centetes* eine diskoidale Labyrinthplacenta mit Blutbeutel und einem peripheren semiplacentaren Chorion (Goetz), der Semiplacenta von Strahl, also eine Kombinationsform eines Mutterkuchens mit teils hämotropher und teils histiotropher Fötalernährung entwickelt.

(Der vorliegende Aufsatz wurde als Mitteilung bei der Jahresversammlung der Schweizerischen Zoologischen Gesellschaft am 3. und 4. April 1937 in Zürich vorgetragen und durch zahlreiche Projektionsbilder belegt, von denen hier nur ein kleiner Teil als Abbildungen gebracht werden konnte).

ZITIERTE LITERATUR.

1909. Hubrecht, A. A. W. *Die Säugetierontogenese.* Jena.

1922. da Costa, C. *Amnios et bouton embryonnaire.* Libro en honor de Dr. S. Ramon y Cajal. Bd. 2, S. 215. Madrid.

1933. de Lange, D. *Placentarbildung*, in: Handb. d. vergl. Anat., Bd. 6, S. 155. Berlin u. Wien.

1936. Streeter, G. L. *Early embryological stages.* Annual Report of the Division of animal biology. Carnegie Instit. Washington Year-Book for 1935/36, p. 9.

1936. Goetz, R. H. *Studien zur Placentation der Centetiden.* I. *Neu-Untersuchung der Centetes-Placenta.* Ztschr. f. Anat. u. Entw., Bd. 106. II. *Implantation u. Frühentwicklung von Hemicentetes.* In der gleichen Ztschr. im Druck, mit ausführlichem Literaturverzeichnis. (1937.)

Erst nach Abschluss des Manuscriptes wurde mir bekannt:

1937. Mossman, H. W. *Comparative Morphogenesis of the fetal membranes and accessory uterine structures.* Publication No. 479 of Carnegie Institution of Washington.

BULLETIN-ANNEXE

DE LA

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

(TOME 44)

Juillet 1937

Generalversammlung

der

Schweizerischen Zoologischen Gesellschaft

abgehalten im Zoologischen Institut der Universität Zürich
am 3. und 4. April 1937

unter dem Vorsitz von

Prof. Dr. J. SEILER

Samstag, den 3. April 1937

I. Wissenschaftliche Sitzung.

Um 16.30 Uhr eröffnet der Vize-Präsident die diesjährige Jahresversammlung unter Begrüssung der anwesenden Mitglieder und Gäste. Er teilt mit, dass infolge Erkrankung unser Jahrespräsident, Herr Professor Dr. K. Hescheler, leider verhindert ist, an der Versammlung teilzunehmen und sie zu leiten. Unter der lebhaften Zustimmung aller Anwesenden wird von der Absendung einer Begrüssungs-Adresse an Herrn Prof. Hescheler Kenntnis genommen, in welcher ihm herzlichste Wünsche zur baldigen Genesung übermittelt werden.

Ueber das Intersexualitätsproblem, welches als Hauptreferat im Programm der Samstagnachmittags-Sitzung zur Diskussion stand, werden sodann folgende Vorträge gehalten:

J. SEILER, Zürich: *Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Schmetterlinge von Solenobia triquetrella. Die Solenobia-Intersexe und die Deutungen des Phänomens der Intersexualität.*

Rose BEYER, Zürich: *Ueber die Keimdrüse und ihre Ausführwege bei den intersexen F_1-Puppen von Solenobia triquetrella.*

H. NÜESCH, Zürich: *Ueber den Bau der F_1-Imagotiere von Solenobia triquetrella.*

F. BALTZER, Bern: *Entwicklungsphysiologische Analyse der Intersexualität.*

Ein vom Jahresvorstand den Mitgliedern der Gesellschaft dargebotenes Nachtessen vereinigte um 20 Uhr ca. 30 derselben im Zunfthaus zur Schmiden.

Sonntag, den 4. April 1937

GESCHÄFTLICHE SITZUNG.

Beginn 8 Uhr, anwesend 15 Mitglieder; entschuldigt haben sich die Herren: Prof. Dr. H. ERHARD, Dr. A. GANDOLFI-HORNYOLD, Dr. F. LEHMANN, Dr. R. DE LESSERT, Prof. Dr. R. MATTHEY, Dir. Dr. P. REVILLIOD und Dr. J. ROUX.

1. BERICHT DES PRÄSIDENTEN, PROF. K. HESCHELER, ÜBER DIE TÄTIGKEIT DER GESELLSCHAFT WÄHREND DES JAHRES 1936-1937.

Die Schweizerische Zoologische Gesellschaft hielt statutengemäss im Jahre 1936 zwei Versammlungen ab. Unter dem Vorsitz von Dr. A. PICTET fand am 21. und 22. März die Generalversammlung in Genf statt, bei welcher Gelegenheit eine Plakette zum Andenken an Professor Maurice BEDOT, den hochverdienten und vielbetrauerten ehemaligen Direktor des Muséum d'histoire naturelle und Begründer unseres Gesellschaftsorgans, der „Revue Suisse de

Zoologie", eingeweiht wurde. Prof. M. Caullery, Paris, hielt den Hauptvortrag über „La Morphogenèse et les progrès de la Biologie"; 12 wissenschaftliche Mitteilungen schlossen sich an. Sie sind in der "Revue" T. 43, fasc. 3 (Mai 1936) erschienen. Ueber die geschäftliche Sitzung wird im gleichen Band im „Bulletin-annexe" referiert.

Die zweite Versammlung wurde anlässlich der Zusammenkunft der Schweiz. Naturforschenden Gesellschaft am 29. August, in Solothurn, unter der Leitung von Prof. K. Hescheler, wie gewohnt gemeinsam mit der Schweiz. Entomol. Gesellschaft, abgehalten. Fünf Mitteilungen wurden geboten, über die in den Verhandlungen der Schweiz. Naturforschenden Gesellschaft 1936, p. 326-334, berichtet wird. Ausserdem fand eine gemeinsame Sitzung der Schweiz. Botanischen Gesellschaft und der Schweiz. Zoologischen Gesellschaft statt, bei der das Thema „Stoffliche Beeinflussung von Wachstum und Entwicklung" behandelt wurde und Priv-.Doz. Dr. F. E. Lehmann, Bern, das zoologische Referat hielt. Prof. Ad. Portmann, Basel, bot einen Hauptvortrag der S.N.G. über „Die Ontogenese der Vögel als Evolutionsproblem". Zur gemeinsamen Sitzung der Botaniker und Zoologen sei als *pro memoria* für weitere derartige Veranstaltungen erwähnt, dass es sehr wünschenswert erscheint, genügend Zeit für eine Diskussion vorzusehen.

Von der „Revue" erschien im Jahre 1936 der Band 43. Er umfasst 703 Seiten mit 34 Abhandlungen, illustriert durch drei Tafeln und 328 Textfiguren, sowie das „Bulletin-annexe" mit 10 Seiten. Dem Herausgeber, Dr. P. Revilliod, und seinen Mitarbeitern im Redaktionskomitee gebührt der wärmste Dank der Gesellschaft. An die „Revue" wurde die Subvention der Eidgenossenschaft verwendet, die für 1936 Fr. 1750.— betrug. Dazu gab die Gesellschaft aus dem Saldo von 1935 noch Fr. 500.—.

An die Schweizerische Vogelwarte in Sempach sind Fr. 150.— gewährt worden. Ueber die Tätigkeit dieser ornithologischen Station ist ein ausführlicher Bericht im „Ornithol. Beobachter", 33. Jahrg., fasc. 7, April 1936, erschienen, auf den verwiesen sei.

Ueber die wissenschaftliche Erforschung des Schweizerischen Nationalparks im Jahre 1936 gibt der Bericht der Kommission der S.N.G., der in den „Verhandlungen" erscheint, nähere Auskunft. Es sei demselben nur entnommen, dass 1936 die Herren Prof. Dr.

J. U. Duerst, Prof. Dr. E. Handschin, cand. phil. Ad. Nadig, Dr. A. Pictet, Dr. P. Revilliod und Dr. H. Thomann im Parke tätig waren.

Die Arbeitsplätze an den maritimen zoologischen Stationen in Neapel und Roscoff, die von der Eidgenossenschaft gemietet sind, waren vom Juli bis September 1936 besetzt. In Neapel arbeiteten Herr Dr. Elzia Pelloni, vom Zoologischen Institut der Universität Neuchâtel, über marines Plancton und Herr Dr. Eugen Frey, Oberassistent am Hirn-anatomischen Institut der Universität Zürich, über optische Reflexbahnen bei Fischen, während in Roscoff Frl. Eva Stoll, vom Zoologischen Institut der Universität Zürich, Studien über Protobranchier durchführte. Der Bericht der für diese Arbeitstische bestellten eidgenössischen Kommission betont die Wichtigkeit dieser Forschungsgelegenheiten für die Biologen unseres Binnenlandes.

Der Zentralvorstand der Schweiz. Naturf. Gesellschaft gelangte im Mai 1936 an die S.Z.G. mit dem Ansuchen, zusammen mit den andern Zweiggesellschaften, durch Gewährung eines regelmässigen jährlichen Beitrages mitzuhelfen, das Gleichgewicht zwischen Einnahmen und Ausgaben der S.N.G. herzustellen, wie dies von Seite der Zweiggesellschaften bis 1930 geschehen ist. Es wurde gewünscht, dass bis zum 30. Juni 1936 ein bestimmter Vorschlag eingereicht werde. Daraufhin beschloss der Vorstand der S.Z.G. nach Votum seines Quästors einen jährlichen Beitrag von Fr. 30.—, unter dem Vorbehalt der Genehmigung durch die Generalversammlung. Wie an der Jahresversammlung der S.N.G. in Solothurn sich gezeigt hat, steht diese Summe im Einklang mit dem, was die andern Zweiggesellschaften zugesprochen haben. Wir bitten daher um die Genehmigung unserer provisorischen Zusage.

Am 31. Dezember 1936 zählte die Gesellschaft 143 Mitglieder. Im Laufe des Berichtsjahres sind drei Austritte erfolgt. Wir haben den Tod folgender Mitglieder zu beklagen:

Am 30. August starb Herr Dr. Georg Surbeck, der bis kurz zuvor das Amt eines eidg. Fischereiinspektors bekleidete. Schüler von Prof. Zschokke, hat er sich um den Ausbau des schweizerischen Fischereiwesens unvergängliche Verdienste erworben.

Am 4. Januar verschied im hohen Alter von 80 Jahren Herr Dr. Theodor Steck, alt Oberbibliothekar der Stadt- und Hoch-

schulbibliothek in Bern, der als Entomologe einen angesehenen Namen besass.

Am 3. Februar 1937 starb Herr Prof. Dr. J. Wilhelmi, Abteilungsdirektor der preussischen Landesanstalt für Wasser-, Boden- und Lufthygiene und Honorarprofessor an der technischen Hochschule Berlin-Charlottenburg. Prof. Wilhelmi, der kurze Zeit, 1909, auch Assistent am Concilium bibliographicum unter Dr. Field und zugleich Privat-Dozent an der Universität Zürich gewesen ist, wurde namentlich durch seine monographische Bearbeitung der Trikladen des Golfes von Neapel bekannt; später widmete er sich den Fragen der hygienischen Zoologie und Schädlingsbekämpfung.

Endlich verloren wir noch am 1. April 1937 Herrn Prof. Dr. A. Naville, der nach vielversprechender Tätigkeit bei seinem Lehrer Prof. Guyénot in Genf im Jahre 1934 die Leitung des zoologischen Institutes an der Universität Istanbul übernahm, dort eine sehr rege wissenschaftliche Atmosphäre schuf und kurz nach seiner Rückkehr aus den in der Schweiz verbrachten Frühlingsferien an seiner neuen Wirkungsstätte vom Typhus hinweggerafft wurde.

Den Trauerfamilien wurde die herzliche Anteilnahme namens der Schweiz. Zoologischen Gesellschaft ausgedrückt.

Soweit der Jahresbericht über die Tätigkeit unserer Gesellschaft im abgelaufenen Geschäftsjahr, dessen Abfassung dem Jahrespräsidenten Prof. K. Hescheler bestens verdankt wird.

2. Bericht des Quästors, Dr. R. de Lessert, und Bericht der Rechnungsrevisoren.

Rapport financier 1936.

Recettes:

Solde 1935	Fr.	986.30
Cotisations 1936	»	730.51
Intérêts titres	»	203.85
Encaissement 20% Banque Escompte suisse .	»	463.65
Subside fédéral	»	1,750.—
Total	Fr.	4,134.31

Dépenses:

Frais généraux	Fr.	159.67
Subsides „Revue suisse de Zoologie", Station ornithologique Sempach, Plaque Bedot . .	»	700.—
Tirés à part travaux Assemblée générale envoyés aux membres (1934/35)	»	387.10
Subside fédéral versé à la „Revue suisse de Zoologie"	»	1,750.—
Solde à nouveau	»	1,137.54
Somme égale	Fr.	4,134.31

Capital au 1er décembre 1936.

8 Obl. 4½ % Ville de Genève	Fr.	4,072.—
3 feuilles coupons Ch. fer Lombards	»	18.—
10 Obl. Ch. fer Danube-Save-Adriatique	»	530.—
Solde créance Banque Escompte suisse	»	181.—
Livret S.B.S.	»	1,663.40
Total	Fr.	6,464.40

Nach Bekanntgabe des Berichts der beiden Rechnungsrevisoren, der Herren Dr. J. Carl und Dr. J. de Beaumont, welche die Rechnungen der Gesellschaft nachgeprüft und in Ordnung befunden haben, wird dem Quästor unter gebührender Anerkennung seiner Mühewaltung Decharge erteilt und auch den Rechnungsrevisoren ihre Arbeit bestens verdankt.

3. Verwendung des Saldovortrages und Subventionen.

Dem Vorschlage unseres Quästors, Herrn Dr. de Lessert, folgend, welchen der Jahresvorstand zur Genehmigung der Versammlung empfahl, wurde folgende Verwendung des Saldobetrages für das Jahr 1937 gutgeheissen: Fr. 100.— für allgemeine Ausgaben; Fr. 148.— für eine noch ausstehende Rechnung für Separatabdrücke der „Revue suisse de Zool."; Fr. 200.— für die Separatabdrücke pro 1937; Fr. 150.— Subvention an die ornith. Station Sempach und Fr. 500.— Subvention an die „Revue suisse de Zoologie". Total Fr. 1098.—.

Einem Subventionsgesuche des Herrn Dr. G. Dubois, Neuchâtel, ihm zur Drucklegung einer Monographie über die *Strigeidae* einen gewissen Betrag zur Verfügung zu stellen, konnte leider aus den verfügbaren Mitteln der laufenden Betriebsrechnung unserer Gesellschaft nicht entsprochen werden, da der Saldovortrag für die unumgänglich notwendigen Ausgaben bereits aufgebraucht wird. Herr Dr. J. G. Baer stellte deshalb den Antrag, dass das Subventionsgesuch durch eine einmalige Entnahme von Fr. 500.— aus der Kapitalrechnung zu bewilligen sei. In Anbetracht dessen, dass es sich bei dieser Art der Subventionsbewilligung um ein Novum handelt und mit Berücksichtigung des Umstandes, dass nur eine sehr geringe Anzahl von Mitgliedern an der Geschäftssitzung anwesend sind, glaubte der Jahresvorstand nach gewalteter Diskussion, den Antrag Dr. Baer am besten zur Kenntnis aller Mitglieder bringen zu sollen und unter ihnen eine Urabstimmung zu veranstalten. Die Versammlung erklärt sich ohne Gegenantrag mit diesem Vorgehen einverstanden, mit der einschränkenden Bestimmung, dass ähnliche Subventionen in Zukunft stets nur aus den flüssigen Mitteln (Depositenheft) der Kapitalrechnung zu bewilligen seien, die in Wertschriften angelegten Gelder jedoch nicht angetastet werden sollen.

4. Aufnahme neuer Mitglieder.

Als neue Mitglieder der Gesellschaft sind angemeldet und werden einstimmig gewählt: Frl. cand. phil. Elisabeth Goessler (Kilchberg/Zürich) und Frl. cand. phil. Eva Stoll (Zürich), sowie die Herren Felix Hofmann, Direktor des Zool. Gartens Zürich, cand. phil. Ad. Nadig (Chur), cand. rer. nat. H. Nüesch (Zürich) und Dr. med. H. Schmid (Münchenbuchsee).

5. Wahl des Jahresvorstandes 1937/38 und der Rechnungsrevisoren.

Als Tagungsort ist turnusgemäss im nächsten Jahre Lausanne an der Reihe. Mit Akklamation werden als Mitglieder des neuen Vorstandes die folgenden Herren gewählt, die sich zur Uebernahme der Geschäfte bereit erklärt haben:

Präsident: Professor Dr. R. Matthey, Lausanne.
Vize-Präsident: Dr. Aug. Barbey, Montcherand s. Orbe.
Sekretär: P. Bovet, lic. sc., Lausanne.
Quästor und General-Sekretär: Dr. R. de Lessert, Buchillon.

Herr Dr. J. Carl und Dr. J. de Beaumont werden als Rechnungsrevisoren bestätigt.

6. Varia.

An unseren verehrten Ehrenpräsidenten, Herrn Dr. E. Penard, Genf, wird unter dem Beifall aller Mitglieder die Absendung eines Begrüssungstelegrammes beschlossen.

Schluss der Geschäftssitzung: 8 Uhr 30.

II. Wissenschaftliche Sitzung.

Beginn 8 Uhr 30.

G. Dubois, Neuchâtel: *Sur quelques Strigéidés.*

Eva Stoll, Zürich: *Beobachtungen über die Fortbewegung bei einigen grabenden Muscheln.*

F. Mugglin, Luzern: *Mitteilungen über das optische Leistungsvermögen des Nautilus-Auges.*

A. Portmann, Basel: *Die Lageveränderungen der Embryonen von Eledone und Tremoctopus.*

A. Gandolfi-Hornyold, Fribourg: *La taille maximum de la Civelle du Golfe de Gascogne.* (Als Manuskript eingegangen.)

P. Steinmann, Aarau : *Die Wanderungen unsrer sogenannten Standfische in Fluss und Strom.*

J. Baer, Neuchâtel: *L'appareil respiratoire des Gymnophiones.*

10 Uhr 30–11 Uhr: Erfrischungspause.

H. Bluntschli, Bern: *Die Frühentwicklung eines Centetinen (Hemicentetes semispinosus).*

A. Portmann, Basel: *Beobachtungen über die postembryonale Entwicklung des Rosenpelikans.*

Elisabeth Goessler, Kilchberg/Zürich: *Wirbelbildungen in den Federfluren der Vögel.*

Lorna Thigpen David, Storrs U.S.A./Zürich: *Die gegenseitige Beeinflussung der Faktoren „Hairless" und „Waved" bei der Hausmaus (Mus musculus).*

Ein gemeinsames Mittagessen hielt die Mitglieder von 13 bis 15 Uhr im Zunfthaus zur Schmiden noch beieinander. Nachmittags erfolgten unter der Führung von Direktor F. Hofmann, Professor Dr. J. Seiler und Dr. H. Steiner entsprechende Besuche im Zool. Garten, im Zool. Laboratorium der E.T.H. und im Zool. Institut der Universität.

Der Jahresvorstand:

Prof. Dr. K. Hescheler,
Präsident.

Prof. Dr. J. Seiler,
Vize-Präsident.

Dr. H. Steiner,
Sekretär.

LISTE DES MEMBRES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

(3 avril 1937)

Président d'honneur :

PENARD, Eugène, Dr ès Sc., rue Töpffer, 3, Genève.

A. Membres à vie :

GANDOLFI HORNYOLD (de), Prof. Dr, Villa Soave, Capiago (Como).
*NAEF, R.-M., Thun.

B. Membres ordinaires :

ANDRÉ, E., Prof. Dr, rue Samuel-Constant, 4, Genève.
BAER, J.-G., Dr, Labor. de Zoologie, Université, Neuchâtel.
BALTZER, F., Prof. Dr, Zoolog. Inst. der Universität, Bern.
BARBEY, Aug., Dr, Expert-Forestier, Montcherand s/Orbe (Vaud).
BÄSCHLIN, C., Dr, Seminarlehrer, Aarau.
*BAUDIN, L., Dr, Villa du Mont-Tendre, Route du Mont, Lausanne.
BAUMANN, F., Prof. Dr, Naturhist. Museum, Bern.
BAUMEISTER, L., Dr, St. Gallerring 87, Basel.
BEAUMONT (de), J., Dr, Laboratoire de Zoologie, Université, Lausanne.
*BIGLER, W., Dr, Gundeldingerstrasse 147, Basel.
*BISCHLER, V., Mlle, Dr, route de Florissant, 6, Genève.
BLOCH, J., Prof. Dr, Burgunderstrasse 331, Solothurn.
BLOME, A., Elsässerstrasse 44, Basel.
BLUNTSCHLI, H., Prof., Universität, Bern.
*BOLLINGER, Dr G., Lehrer, Aescherstrasse 21, Basel.
*BOVET, D., Institut Pasteur, Paris.
*BOVEY, P., lic. sc., Entomologiste stat. féd. essais vit., Lausanne.
*BROCHER, J,-E.-W., Dr, Place Claparède 5, Genève.
BÜCHI, Otmar, Dr, Conservateur du Musée d'hist. nat. Fribourg, Vignettaz, 52, Fribourg.
*BUGNION, Ed., Prof. Dr, Villa La Luciole, Aix-en-Provence (France).
BURCKHARDT, Gottl., Dr, Hirzbodenweg 98, Basel.
CARL, J., Dr, Sous-Directeur du Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
CHAPPUIS, P.-A., Dr phil., Université, Cluj (Roumanie) (p. a. MM. A. Sarasin & Cie, Case postale 1, Basel).
*CONINX-GIRARDET, B., Frau Dr, Heuelstrasse 32, Zürich.
CUONY, Jean-Auguste, pharmacien, av. de la Gare, Fribourg.

*Curry, H. A., Dr, Blumenstrasse 12, München 55 (Bayern).
Delachaux, Th., Dr, Prof. au Gymnase, St-Nicolas 6, Neuchâtel.
Dohrn, R., Prof. Dr, Via Crispi 92, Naples (Italie).
*Dottrens, E., lic. sc., quai Ecole de Médecine, 6, Genève.
Du Bois, A.-M., Mlle, Dr, Zool. Anstalt, Universität, Basel.
*Dubois, G., Dr, Recrettes 6, La Chaux-de-Fonds.
Duerst, J. Ulr., Prof. Dr, Universität, Bern.
*Eder, L., Dr, Lehrer, Spalenring 67, Basel.
Engel, A., Champ-fleuri, avenue de Cour, Lausanne.
Erhard, H., Prof. Dr, Zoolog. Institut, Universität, Freiburg.
Escher, K., Prof. Dr, Hinterbergstrasse 68, Zürich.
Faes, H., Dr, Directeur Station féd. essais viticoles, Montagibert, Lausanne.
Fankhauser, G., Dr, (Dept. of Zoology, Princeton University, Princeton, N. J., U.S.A.) p. a. Dr med. Fankhauser, Burgdorf.
Favre, J., Dr, Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
Ferrière, Ch., Dr, Imp. Institut of Entomol., British Museum, Cromwell Road, London S.W. 7.
Forcart, L., Dr, St. Johannvorstadt 22, Basel.
Fuhrmann, O., Prof. Dr, Université, Neuchâtel.
Geigy, R., Dr, Priv.-Doc., Steinenring 13, Basel.
Gisi, Julie, Fräul. Dr, Lehrerin a. d. Töchterschule, Pelikanweg 5, Basel.
*Gisin, H., cand. phil., Zool. Institut, Universität, Basel.
*Goessler, Elisabeth, Frl., cand. phil., Alte Landstrasse 149, Kilchberg, Zürich.
Guyénot, E., Prof. Dr, Laboratoire de Zoologie, Université, Genève.
Haberbosch, P., Dr, Bezirkslehrer, Gstühl 9, Baden.
Hadorn, E., Dr phil., Bächimatt, Thun.
Hämmerli-Boveri, Victoire, Frau Dr, Chur.
Handschin, Ed., Prof. Dr, Markircherstrasse 11, Basel.
Hediger, H., Dr. phil., Bundesstrasse 15, Basel.
Helbing, H., Dr, Sek.-Lehrer, Unterm Schellenberg 8, Riehen, Basel.
Hescheler, K., Prof. Dr, Zool. Inst., Universität, Zürich.
*Hoffmann, K., Dr med., Albananlage 27, Basel.
*Hofmann, Felix, Direktor des Zool. Gartens, Allmend Fluntern, Zürich.
Hofmänner, Barthol., Dr, Prof. au Gymnase, Bois Gentil 7, La Chaux-de-Fonds.
Holzapfel, M. Frl. Dr, Muri, Bern.
*Huber, O., Dr, Hoheletten 20, Basel.
*Hübscher, H., Laboratoire de Zoologie, Université, Neuchâtel.
*Kaelin, J., Prof. Dr, Pérolles 24, Fribourg.
Keiser, Fred., Dr, Zoolog. Institut, Basel.
Knopfli, W., Dr, Stauffacherstrasse 9, Zürich.
Kreis, A. H., Dr, Zool. Anstalt, Basel.
Küenzi, W., Dr, Gymnasiallehrer, Kistlerweg 34, Bern.
Küpfer, Max, Prof. Dr, Klausstrasse 20, Zürich 8.
Lagotala, H., Prof. Dr, Avenue Léon Gaud 11, Genève.

Lebedinsky, N. G., Prof. Dr, Institut de Zoologie, Albertstrasse 10, Université, Riga (Latvija).
Lehmann, F. E., Dr, Zool. Institut, Universität, Bern.
Lessert (de), R., Dr, Buchillon (Vaud).
*Leuzinger, H., Dr, Châteauneuf près Sion (Valais).
Linder, C., anc. prof., Dr, Caroline 5, Lausanne.
Matthey, R., Prof. Dr, Institut de Zoologie, Université, Lausanne.
*Mauvais, G., Dr, Lab. de Zool. de l'Université de Neuchâtel.
Mermod, G., Dr, Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
*Mettetal, G., lic. ès sc., Laboratoire de Zoologie, Université, Genève.
Meyer, Frieda, Fräul., Dr, Weiningerstrasse 27. Dietikon (Zürich).
Michel, F., Dr, Thun.
Mislin, H., Kilchgrundstr. 36, Riehen (Basel).
Monard, A., Prof., Dr, La Chaux-de-Fonds.
Montet, Gabrielle, Mlle, Dr, Naturhist. Museum, Bern.
Morgenthaler, O., Dr, Bern-Liebefeld.
Müller, R., Dr, Lehrer, Ensingerstrasse 40, Bern.
Murisier, P., Dr, Lab. de Zool. de l'Université, Lausanne.
*Nadig, A., Dr jur., Haldenhof, Chur.
Nadig, Ad., cand. phil., Splügenstrasse 10, Chur.
Naef, A., Prof., Dr, Heliopolis, rue Pasteur 8, Egypte.
Neeracher, F., Dr, Florastrasse 6, Basel.
*Nowinski, W., Dr. phil., Institute of Biochemistry, University Cambridge, England.
*Nüesch, H., cand. rer. nat., Zool. Institut der landwirtsch. Abt. der Eidg. Techn. Hochschule, Zürich.
*Pelloni, E., lic. ès sc., Piazzogna, Tessin.
*Perret, E., Dr, rue du Nord 181, La Chaux-de-Fonds.
*Perrot, J.-L., Dr, Laboratoire de Zoologie, Université, Genève.
*Perrot, M., lic. ès sc., Laboratoire de Zoologie, Université, Genève.
Peyer, Bernh., Prof., Dr, Rosenbühlst. 28, Zürich.
Pictet, Arnold, Dr, Priv.-Doc., route de Lausanne 102, Genève.
Piquet, J., Mlle, Dr, rue Farel, 8, Genève.
*Plattner, W., lic. ès sc., Laboratoire de Zoologie, Université, Genève.
*Ponse, Kitty, Mlle, Dr, Laboratoire de Zoologie, Université, Genève.
Portmann, Ad., Prof. Dr, Zool. Inst., Universität, Basel.
*Pruvot-Fol, Mme, Dr, rue de Fontenay 12, Sceaux, Seine, France.
Reichensperger, Aug., Prof., Dr, Zoolog. Institut, Universität, Bonn a/Rhein.
Revilliod, Pierre, Dr, Directeur du Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
*Rivier, Odette, Mlle, cand. phil., Lab. de Zool. Université de Neuchâtel.
Robert, Henri, Dr, Route du Signal, Lausanne (Vaud).
*Roche, (de), V., cand. phil., Claraweg 6, Bern.
Roux, Jean, Dr, Kustos, Naturhist. Museum, Basel.
Sarasin, Fritz, Dr, Spitalstrasse 22, Basel.
Schäppi, Th., Dr, Sprensenbühlstrasse 7, Zürich 7.
Schaub, S., Dr, Kleinhüningerstr. 188, Basel.

*Schenkel, E., Dr, Lenzgasse 24, Basel.
Schmassmann, W., Dr, Bezirkslehrer, Liestal.
Schmid, H., Dr. med., Münchenbuchsee, Bern.
Schneider, Gust., Präparator, Grenzacherstrasse 67, Basel.
Schneider-Orelli, O., Prof., Dr, Entomolog. Institut der Eidgen. techn. Hochschule, Zürich.
Schopfer, W. H. Prof. Dr., Jubiläumstr. 57, Bern.
Schotté, O., z. Z. Amherst College, Mass. (U.S.A.).
*Schreyer, O., Dr, Seminar, Hofwil, Kt. Bern.
*Seiler-Neuenschwander, J., Prof., Dr, Landwirtsch. anatom.-physiol. Institut, E.T.H., Zürich.
*Smith, J., Rev., Hechtliacker, 14, Basel.
Stehlin, H. G., Dr, Naturhist. Museum, Basel.
Steiner-Baltzer, A., Dr, Gymn.-Lehrer, Rabbentalstrasse 51, Bern.
Steiner, G., Dr, Priv.-Doz., Bureau of Plant Industry, Agricultural Department, Washington.
Steiner, H., Dr, Priv.-Doc., Ankenweid 31, Leimbach Zürich.
Steinmann, P., Dr, Prof. a. d. Kantonsschule, Aarau.
Stohler, R., Dr, 2031 Dewright Way, Berkeley, Californie.
*Stoll, Eva, Frl., cand. phil., Schaffhauserstrasse 34, Zürich 6.
Strohl, J., Prof., Dr, Zool. Institut, Universität, Zürich.
Theiler, A., Prof., Dr, Kantonsschule, Luzern.
*Ulrich, H., cand. phil., Landwirtsch.-anat.-physiol. Institut, E.T.H., Zürich.
Vallette, M., Mlle, Dr, boulevard de la Tour, 14, Genève.
Vonwiller, P., Dr, Staatliches Forschungsinstitut für Physiologie, Nikolskaja 9, Moskau, U.S.S.R.
Walter, Ch., Dr, Lehrer, Wenkenhaldenweg 5, Riehen/Basel.
Weber, H., Dr, Signalstrasse 47, Rorschach.
Weber, Maurice, Dr, Grandchamp-Areuse (Neuchâtel).
Welti, E., Mme Dr, chemin des Voirons, Grange-Falquet, Genève.
*Wendnagel, A., Direktor des Zoolog. Gartens, Basel.
Werder, O., Dr, Tannenstrasse 8, St. Gallen C.
Wettstein, E., Prof., Dr, Attenhoferstrasse 34, Zürich 7.
*Wiesmann, R., Dr, Versuchsanst. für Obst- und Weinbau, Wädenswil.
Zehntner, L., Dr, Reigoldswil (Baselland).
*Zurbuchen, K., Frl., cand. phil., Falkenhöheweg 6, Bern.

Les membres dont le nom est précédé d'un * ne font pas partie de la Société helvétique des Sciences naturelles.

Prière de communiquer les changements d'adresse au Secrétaire général, M. le Dr Roger de Lessert, Buchillon, Vaud.

Tome 44, nº 15. — Juillet 1937.

Mitgeteilt an der Generalversammlung der Schweizerischen Zoologischen Gesellschaft, in Zürich, den 3. und 4. April 1937

Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Schmetterlinge.

V. Die Solenobia-Intersexe und die Deutungen des Phänomens der Intersexualität.[1]

von

J. SEILER

E.T.H. Zürich.

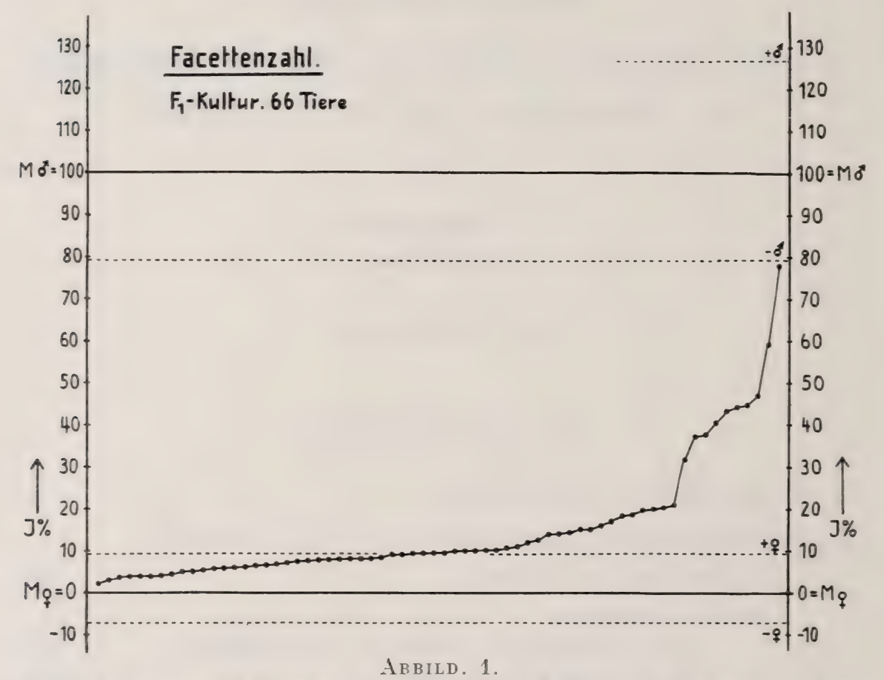
Mit 4 Abbildungen.

INHALTSVERZEICHNIS.

[1] Ausgeführt mit Unterstützung der Julius Klaus-Stiftung, Zürich. Dem Kuratorium der Stiftung bin ich zu grossem Dank verpflichtet.

1. Die genetischen Voraussetzungen.

Aus der Kreuzung tetraploider, parthenogenetischer Weibchen von *Solenobia triquetrella* mit Männchen einer diploiden, bisexuellen Rasse, von Nürnberg stammend, gehen in F_1 Intersexe hervor; in einer Geschwisterschaft können vom normalen Weibchen bis zum Männchen alle Zwischenstufen vorhanden sein (Seiler 1927, 29, 36). Die Abb. 1 veranschaulicht die Beschaffenheit einer solchen F_1-Ge-



Abbild. 1.

Darstellung einer F_1-Geschwisterschaft. Die Individuen nach steigendem Intersexualitätswert eines Merkmales, und zwar der Anzahl der Facetten geordnet. Der Mittelwert des tetraploid parthenogenetischen Weibchens (M ♀) als 0% Intersexualität, der des Männchens der bisexuellen Rasse (M ♂) als 100% Intersexualität angenommen. Die Variationsbreiten des Merkmales bei den reinen Geschlechtern durch ----- angegeben.

schwisterschaft. Die einzelnen Individuen, durch Punkte dargestellt, sind nach steigendem Intersexualitätsgrad eines Merkmales, nämlich der Zahl der Facetten des Auges, angeordnet. Setzt man den Mittelwert der Facettenzahl des parth. Weibchens (33,4 Facetten) = 0% Intersexualität und den Mittelwert der Facettenzahl des

bisexuellen Männchens (303,6 Facetten) = 100% Intersexualität, so kann man die Zahl der Facetten der F_1-Tiere in % der Intersexualität ausdrücken und in ein Koordinatensystem eintragen. Verbindet man die Intersexualitätswerte der Individuen mit einer Linie, so zeigt deren Verlauf die Verteilung der Intersexualitätsgrade innerhalb einer Geschwisterschaft. Die Unterlagen für diese Abbildung verdanke ich meinem Mitarbeiter H. Nüesch. Ein Vergleich mit analogen Darstellungen anderer Geschwisterschaften, die Keil analysierte (vergl. 1936, S. 345 ff.), zeigt, dass die Verteilung der Intersexualitätsgrade im Grossen und Ganzen in F_1 immer ungefähr so ist wie in dem vorliegenden Fall. Dieser ist besonders wertvoll deshalb, weil fast alle geschlüpften Räupchen (94,3%) bis zur Imago gebracht wurden. Das P-Weibchen dieser Geschwisterschaft entstammt derselben „Berlinerlinie", von der auch die von Ilse Keil analysierten Geschwisterschaften mütterlicherseits abstammen.

Wie der Kurvenlauf zeigt, fallen die meisten F_1-Tiere in den rein weiblichen oder den schwach intersexen Bereich, und der Verdacht entsteht, dass die äusserlich rein weiblich aussehenden Tiere gar keine F_1-Tiere sein könnten, dass sie vielmehr aus unbesamten Eiern, oder aus Eiern, in welchen die Kopulation zwischen den Vorkernen unterblieb, entstanden sein könnten. Vielleicht funktionieren, so wird man weiter denken, all die Einrichtungen, die mit der Besamung der Eier zu tun haben, bei diesen parthenogenetischen Tieren nicht mehr normal. Es wäre durchaus nicht verwunderlich, wenn es so wäre; denn die parthenogenetische Art der Vermehrung ist bei *triquetrella* sicher ein relativ alter Brauch. Tatsächlich haben die parthenogenetischen Weibchen es insofern „verlernt", mit dem Spermavorrat hauszuhalten, als Polyspermie die Regel ist und ein Ei zumeist mit Dutzenden von Spermatozoen beschickt wird, während bei bisexuellen Schmetterlingen Polyspermie selten ist, und nur ein Spermatozoon, höchstens zwei oder drei ins Ei eindringen. Im übrigen aber steht heute fest, dass die begatteten parthenogenetischen Weibchen von *triquetrella* in der Regel nicht nur alle Eier besamen, sondern dass auch in allen Eiern eine Kopulation erfolgt.

Wie Keil (1936) zeigte, ist die Puppe des tetraploid parthenogenetischen Weibchens von *triquetrella* doppelt so gross wie die des bisexuellen Weibchens. Die Puppen der F_1-Tiere stehen in der

Grösse dazwischen. Doch sei zugegeben, dass die Grösse kein zuverlässiges Kriterium ist. Entscheidend ist die Feststellung Rose BEYERS (vergl. dieses Heft der Revue), dass auch die äusserlich normal weiblich aussehenden Puppen an der Keimdrüse oder an ihren Ausführwegen, oder an beiden Organen unzweideutige intersexe Merkmale aufweisen. Zu analogen Feststellungen kam NÜESCH (vergl. dieses Heft der Revue) bei seiner Untersuchung der Imagotiere.

Endlich zeigen auch die F_1-Tiere, die im Grossen und Ganzen reinen Weibchen gleichen, an ihrem Verhalten, dass wir es wirklich mit Bastarden zu tun haben. Sie strecken nach dem Schlüpfen aus der Puppe die Legeröhre vor, wie bisexuelle Weibchen es tun. Alle von mir untersuchten parthenogenetischen Linien der tetra-



ABBILD. 2.
F_1-Weibchen, die Legeröhre vorstreckend. Das Tier ist äusserlich, abgesehen von etwas verlängerten Flügelstummeln, noch rein weiblich. Vergr. 6 ×.



ABBILD. 3.
Schwach intersexes F_1-Weibchen, die Legeröhre vorstreckend. Vergr. 6 ×.

ploiden Rasse begannen ausnahmslos sofort nach dem Schlüpfen mit der Eiablage, ohne vorher die Legeröhre ausgestreckt zu haben (vergl. SEILER 1923). Die Abb. 2 und 3 zeigen dieses Verhalten der F_1-Tiere. Das Tier der Abb. 2 zeigt eine Andeutung von Intersexualität: die Flügelstummeln sind etwas länger als beim normalen Weibchen. Das Tier der Abb. 3 ist schon deutlich intersex; denn es besitzt bereits ansehnliche Flügelsäckchen.

Entsprechendes kann festgestellt werden für die F_1-Tiere, die

im männlichen Bereich liegen. Fast ausnahmslos zeigen sie im einen oder anderen Organ intersexe Ausbildungen.

Als Regel, von der es Ausnahmen geben mag, gilt also, dass alle F_1-Tiere intersex sind.

* * *

Die Frage, warum in F_1 eine ganze Stufenreihe von Intersexualitätsgraden auftritt, ist noch ungelöst. Fest steht fürs erste nur noch, dass durch Temperaturfaktoren das F_1 Resultat verschoben werden kann (Seiler 1935). Bringt man Gelege unmittelbar nach der Eiablage für kurze Zeit in erhöhte Temperatur (34° C) oder in Kälte (4°-6° C), so wird das F_1 Resultat nach der männlichen Seite verschoben.

* * *

Warum treten in F_1 dieser Kreuzung aber überhaupt Intersexe auf? In der Beantwortung dieser Frage bin ich einen Schritt weiter gekommen.

Die intersexen F_1-Tiere sind, soviel wir vorerst wissen (vergl. Seiler 1935, S. 438), ausschliesslich triploid, wobei die Triploidie aus der Verschmelzung des diploiden Eikernes mit dem haploiden Samenkern resultiert. Goldschmidt verdanken wir die Erkenntnis, dass es bei der Geschlechtsbestimmung auf das Quantitätsverhältnis F : M ankommt. Goldschmidt verlegt für sein Objekt, also *Lymantria*, den F-Faktor ins Eiplasma oder ins Y-Chromosom, den M-Faktor ins X-Chromosom (vergl. z.B. Goldschmidt 1931*a*). Weiter aber rechnet Goldschmidt mit der Möglichkeit, dass die rein mütterliche Vererbung von F eine Besonderheit seines Objektes sein könnte.

Tatsachen, auf die ich gleich zurückkommen werde, sprechen dafür, dass bei *Solenobia* die F-Faktoren in den Autosomen übertragen werden. Die Geschlechtsfaktorenformeln der bisexuellen Rasse von *triquetrella* würden demnach lauten:

$$♀ = FFM \qquad ♂ = FFMM,$$

wobei 2 F > M, 2 M aber > 2 F ist. Dem Weibchen der tetraploid parthenogenetischen Rasse käme somit die Formel zu:

$$4\,F\,2\,M.$$

Bei der Kreuzung der tetraploid parthenogenetischen Rasse mit Nürnberger Männchen bringt der diploide Eikern also FFM, der haploide Samenkern FM, und die Formel der Triploiden würde lauten:

FFFMM.

Da das Quantitätsverhältnis F : M bei den Triploiden zwischen dem der reinen Geschlechter liegt, müssen in F_1 Intersexe auftreten, was ja tatsächlich auch geschieht.

Vielleicht aber liegt die Ursache dafür, dass in F_1 Intersexe auftreten, gar nicht in der triploiden Chromosomenkonstitution begründet, sondern darin, dass wir Spermatozoen in ein parthenogenetisches Ei einführten. Dieser Einwand ist berechtigt, ich kann ihn aber widerlegen:

Wenn Intersexe deshalb auftreten, weil wir ein parthogenetisches Ei besamten, so müssten auch Intersexe entstehen, wenn wir die Weibchen der diploid parthenogenetischen Rasse (vergl. SEILER 1936 *a*) mit denselben Nürnberger Männchen kreuzen, die wir zur Kreuzung mit den tetraploid parthogenetischen Weibchen benützten. Die Kreuzungsresultate mit der diploid parthenogenetischen Rasse von *triquetrella* liegen nun für F_1 und F_2 in allen denkbaren Kombinationen vor: weder in F_1 noch in F_2 traten Intersexe auf. Manche Kombinationen ergaben eine grössere Zahl von Gynandromorphen, aber zweifellose Intersexe fehlten auch in diesen Geschwisterschaften. In einer besonderen Arbeit wird im Einzelnen über diese Befunde berichtet werden [1].

Nun erhebt sich der weitere Einwand: Vielleicht sind die Eier der tetraploid parthenogenetischen Weibchen grösser, etwa doppelt so gross wie die der diploid parthenogenetischen Rasse.

Die Eigrösse von *Solenobia* schwankt, analog den Erfahrungen an anderen Schmetterlingen. Aus möglichst genauen Messungen, deren Resultate in der folgenden Tabelle 1 zusammengestellt sind, ging jedoch hervor, dass die diploid parthenogenetische Rasse im Mittel ebenso grosse Eier hat wie die tetraploid parthenogenetische.

---

[1] Meinem Assistenten, Dr. ULRICH danke ich für mannigfache Hilfe.

Es steht also wohl endgültig fest, dass es bei unseren Kreuzungen allein darauf ankommt, wie viele weibliche Chromosomensätze wir dem einen männlichen Satz gegenüberstellen:

1 weiblicher Satz + 1 männlicher Satz ergibt die reinen Geschlechter; 2 weibliche Sätze + 1 männlicher Satz ergibt Intersexe.

Damit dürften die oben gegebenen Geschlechtsfaktorenformulierungen fundiert sein. Es braucht kaum besonders betont zu werden, dass das Ergebnis, zu dem wir kommen, mit den Grundvorstellungen GOLDSCHMIDTS über Geschlechtsvererbung übereinstimmt.

TABELLE 1.

Eigrösse der tetraploid und diploid parthenogenetischen Rassen von Sol. triquetrella.

Rasse	Gelege N°	Zahl der Eier	Mittlere Länge $\frac{mm}{100}$	Mittlere Breite $\frac{mm}{100}$	Volumen mm³
Tetraploid	1	113	55,43 ± 0,24	35,85 ± 0,12	0,0373
»	2	68	56,06 ± 0,47	34,93 ± 0,12	358
»	3	87	56,83 ± 0,24	35,66 ± 0,12	378
»	4	94	55,44 ± 0,22	35,53 ± 0,14	366
Diploid	1	65	51,06 ± 0,25	34,22 ± 0,12	312
»	2	67	56,48 ± 0,30	36,30 ± 0,15	389
»	3	70	52,19 ± 0,26	35,03 ± 0,15	335
»	4	81	55,23 ± 0,30	36,58 ± 0,17	386

2. DAS PHÄNOMEN DER INTERSEXUALITÄT UND SEINE DEUTUNGEN.

a) *Der Bau der Intersexe.*

Die Intersexe sind Mosaiktiere. In ein und demselben Tier können vereinigt sein: rein weibliche, rein männliche und intersexe Organe. Weiter können nicht voll ausdifferenzierte Organe vor-

handen sein, und endlich solche, die eine abnormale Entwicklungsrichtung eingeschlagen haben. Ein bestimmtes Tier zeigt aber nach GOLDSCHMIDT nicht beliebige Kombinationen zwischen diesen verschiedenen Organtypen; es bestehen vielmehr feste Korrelationen, die an dem folgenden, in Tabelle 2 dargestellten Beispiel illustriert werden sollen. Es bezieht sich auf *Lymantria*, und zwar auf die Umwandlung vom Weibchen zum Männchen (= weibliche Intersexualität). Bei männlicher Intersexualität bestehen nach GOLDSCHMIDT analoge Korrelationen.

TABELLE 2.

Korrelationen zwischen Gonade, Antenne und Kopulationsapparat bei weiblicher Intersexualität
(nach GOLDSCHMIDT, 1931*a*, S. 22).

Organ	Beginnende Intersexualität	Schwache Intersexualität	Mittlere Intersexualität	Starke Intersexualität	Höchstgradige Intersexualität
Gonade	Reifes Ovar	Fast reifes Ovar	Unreifes Ovar, degenerierte Eiröhren	Jugendliches Ovar, Eiröhrenende in Umwandlung	Alle Stufen zwischen jungem Ovar und Hoden
Antenne	Beginn der Fiederverlängerung	Fiedern $^1/_3$ männliche Länge	Fiedern $^2/_3$ männliche Länge	Fast männlich	Männlich
Kopulations-Apparat	Weiblich	Unvollkommen weiblich	Unvollkommen weiblich, Beginn des Segmentringes. Labien mehr oder weniger uncusartig	Bildung des Segmentringes. Valvenartige Bildungen. Teils gespaltener Uncus	Weitere Serien männlicher Entwicklungsstadien von Herolds Organ. Uncus und Segmentring

b) *Die Deutungen.*

α) GOLDSCHMIDTS Deutung; sein Zeitgesetz.

„Ein Intersex ist ein Individuum, das seine Entwicklung mit dem gametischen

Geschlecht (XX = ♂, XY = ♀) beginnt, sie aber von einem bestimmten Moment ab, dem Drehpunkt, mit dem entgegengesetzten Geschlecht vollendet. Organe und Organteile, die sich vor dem Drehpunkt differenzieren, zeigen das ursprüngliche Geschlecht, falls sie nicht noch nach dem Drehpunkt imstande sind, sich umzudifferenzieren. Was sich nach dem Drehpunkt differenziert, zeigt das neue Geschlecht. Da nach dem Drehpunkt für neu entstehende Organe des anderen Geschlechtes nicht mehr genügend Entwicklungszeit zur Verfügung bleibt . . . , so kann von solchen Organen sich nur ein Entwicklungsstadium noch ausbilden" (GOLDSCHMIDT 1931 *a*, S. 19). Die Reihenfolge, in der die einzelnen Organe oder Organteile in der intersexuellen Reihe die Charaktere des anderen Geschlechtes annehmen, ist also genau die Umkehrung der Reihenfolge, in der sich die Organe entwicklungsgeschichtlich differenzieren (GOLDSCHMIDT 1927, S. 22). Das ist GOLDSCHMIDTS Zeitgesetz, das suggestiv wirkt durch seine Einfachheit.

Bei seiner Beweisführung benützt GOLDSCHMIDT also die Differenzierungszeiten. Nicht auf diese, sondern auf die Determinationszeiten wird es aber ankommen. Über die Organdeterminierung ist jedoch bei Schmetterlingen so viel wie nichts bekannt. GOLDSCHMIDT macht kurz auf diese Schwierigkeit aufmerksam (1931, S. 21), und indem er mit den Differenzierungszeiten rechnet, trifft er stillschweigend die Annahme, dass die Reihenfolge der Differenzierungen der Reihenfolge der Determinierungen entspricht.

Vorgreifend sei darauf hingewiesen, dass BALTZER (1937*a*, S. 12-14) prüfte, ob die Erfahrungen der Entwicklungsmechanik zu Gunsten einer solchen Annahme sprechen. BALTZER verneint das.

β) KOSMINSKYS Deutung.

GOLDSCHMIDTS Objekt, *Lymantria*, ist auch von anderer Seite untersucht worden. KOSMINSKY (1936) führte mit Mitarbeitern eine Analyse der Mosaiks männlicher Intersexe durch, und zwar mit Methoden, wie wir sie auch für die Untersuchung der intersexen Solenobien anwendeten (vergl. KEIL 1935, 1936). KOSMINSKY fasst die Ergebnisse, die uns hier interessieren, wie folgt zusammen (1935, S. 309-310):

„Um die beobachteten Tatsachen mit der Theorie des „Zeitgesetzes der Intersexualität“ in Einklang zu bringen, muss eine Reihe von Berichtigungen gemacht werden: 1) früher Beginn des Drehpunktes, 2) kurze Zeitspanne zwischen dem Drehpunkt bei schwachen und demselben bei starken Intersexen, 3) ungefähr gleichzeitiger Beginn des Determinationsmomentes in allen Organen, 4) Fehlen einer Koordination zwischen den Determinations- und Differenzierungsmomenten verschiedener Organe; oder verschiedenartiger Beginn des Drehpunktes in verschiedenen Organen.

Bei Annahme dieser Berichtigungen können alle von uns beobachteten Erscheinungen der GOLDSCHMIDT'schen Theorie angepasst werden; doch verliert diese Theorie in solchem Falle vollständig den Boden der Tatsachen.

Einzig unbestreitbar und fest steht die anfängliche Entwicklung jedes intersexuellen Individuums in Richtung des durch die Zahl der X-Chromosomen bestimmten Geschlechtes.

Die Untersuchung der Entwicklung von Organen mit intermediärem Bau bei Intersexen bestätigt nicht den GOLDSCHMIDTschen Satz, dass die Entwicklung erst in der Richtung des einen und dann des anderen Geschlechtes geht; wir beobachten von Anfang an eine intermediäre Entwicklung.“

Ein Urteil darüber, wie weit diese Feststellungen durch Tatsachen belegt sind, habe ich nicht, da KOSMINSKYS Arbeiten in russischer Sprache veröffentlicht sind, die deutsch geschriebene Zusammenfassung (1936) zu knapp ist und ich eine Übersetzung der Originalarbeiten (1935, 1936) noch nicht habe.

γ) BALTZERS Deutung.

BALTZER kam bei seinem Versuch, die Organisation seiner intersexen Bonellien zu erklären, als erster auf den Gedanken des Zeitgesetzes (vergl. darüber GOLDSCHMIDT 1931*a*, S. 21). Später jedoch hat BALTZER diese Idee wieder aufgegeben, weil sie die an *Bonellia* festgestellten Tatsachen nicht zu erklären vermag, und heute bietet er in einer soeben erschienenen Arbeit (1937*a*) eine neue entwicklungsphysiologische Deutung des Phänomens der Intersexualität. Da BALTZER in diesem Heft der Revue seine Deutung unter Einbeziehung der an *Solenobia* ermittelten Tatsachen auseinandersetzt, mag es genügen, wenn ich seinen Erklärungsversuch kurz skizziere und auf seine eigene Darstellung verweise:

Bei den Intersexen wirken die Geschlechtsfaktoren nicht zeitlich gestaffelt, wie GOLDSCHMIDT annimmt; sie wirken vielmehr gleichzeitig. Die Entwicklung intersexueller Organe muss also von Anfang an intersexuell verlaufen und das tut sie auch tatsächlich bei *Bonellia* und nach KOSMINSKY auch bei *Lymantria*. „Infolge der gegenseitigen Abschwächung der beiden Geschlechtsfaktoren kommt es zu einer abgeschwächten Geschlechtsdeterminierung, und damit zu einer unvollständigen Entwicklungsleistung" (1937 *a*, S. 40). Das Vorhandensein von Organen, die ihre Entwicklung nicht zu Ende führten, ist somit verständlich. Die Gen-Gleichzeitigkeit kann weiter das bei Intersexen häufig beobachtete Nebeneinander weiblicher und männlicher Organe im selben Tier erklären. Endlich ist die grosse Regellosigkeit in der Zusammensetzung des intersexuellen Mosaiks bei Annahme gleichzeitig wirkender konträrer Geschlechtsfaktoren leichter zu erklären als nach dem Zeitgesetz, um so mehr, wenn auch die Möglichkeit einer abgestuften Empfindlichkeit der Entwicklung gegenüber herabgesetzter Determination einbezogen wird" (1937 *a*, S. 40).

Soviel über BALTZERS Erklärungsversuch. Der Leser wird nun δ) SEILERS Deutung erwarten. Ich beeile mich deshalb, dieses Kapitel beschliessend, zu sagen, dass ich mit Elementen der vorgetragenen Deutungsversuche auskommen werde.

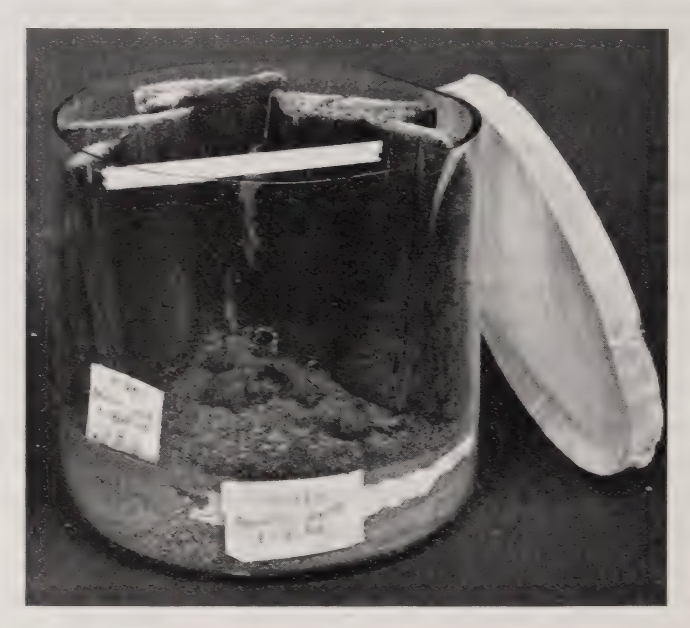
3. Die Analyse der Solenobia-Intersexe.

a) *Material und Methoden.*

D a s M a t e r i a l zu unserer Analyse sammelte ich in den Jahren 1924-1930. Dass es gross sein müsste, war von Anfang an klar; denn bereits die ersten Voruntersuchungen ergaben, dass der Bau der *Solenobia*-Intersexe eher komplizierter ist als der der anderen Intersexe (vergl. SEILER 1927). Ein grosses Material an Intersexen aller Grade zu bekommen, ist schwer. Die höheren J-Grade treten nur vereinzelt auf (vergl. Abb. 1); ausserdem hat *Solenobia* nur eine Generation im Jahr, und endlich ist die Zucht mühselig.

Die Räupchen sind anfangs mit Algen, wie sie an alten Lattenzäunen oder an Baumrinde wachsen, zu füttern. Ich baue deshalb in die Zuchtgläser mit Algen bewachsene „Lattenzäune" ein

(Abb. 4). Zur Regulierung der Luftfeuchtigkeit wird auf den Boden des Zuchtglases eine Gipsplatte eingelegt. Diese muss überdeckt werden mit Erde, damit die Raupen das Material zum Bau ihrer Säcke zur Verfügung haben. Am besten eignet sich reiner Lös, untermischt mit feinem Quarzsand und fein gesiebtem und sterilisiertem Torfmull. Von der mittleren Raupenzeit ab können



Abbild. 4.
Zuchtglas; ca. ½ der natürlichen Grösse.

die Tiere mit angewelkten Blättern (z. B. Bärenklau, *Heracleum Sphondylium*) gefüttert werden. Die Raupen überwintern in erwachsenem Zustand. Zucht und Überwinterung muss im Freien erfolgen.

Das bis jetzt untersuchte F_1-Material (Seiler 1929; Keil 1935, 1936; Beyer und Nüesch, dieses Heft der Revue) stammt mütterlicherseits fast ausschliesslich von ein und derselben reinen Linie, der „Berlinerlinie". Die P-Männchen stammen aus der freien Natur vom Nürnberger Fundplatz.

Die Untersuchungsmethoden. Das sexuelle Mosaik wird für jedes einzelne Tier genau festgelegt und der Intersexualitätsgrad jedes Merkmales, wenn immer möglich, in

Zahlenwerten ausgedrückt. Aus dem Vergleich der Mosaiks muss sich dann ergeben, ob die Organe in einer bestimmten Reihenfolge intersex werden, und ob diese eine Umkehrung der Reihenfolge ist, in welcher die Organe differenziert werden oder ob das nicht der Fall ist, aber andere Gesetzmässigkeiten gelten. Besonderes Interesse verdienen solche Organe, die ein kompliziertes Muster haben, von dem man annehmen darf, dass die einzelnen Elemente in zeitlich verschiedenen Etappen determiniert werden. Die Untersuchung wird sich weiter nicht nur auf ein Entwicklungsstadium, etwa das imaginale, erstrecken dürfen; es wird vielmehr das Mosaik möglichst verschiedener Entwicklungsstadien zu analysieren und zu vergleichen sein. Und endlich ist danach zu trachten, die Mosaiks zweier verschiedener Entwicklungsstadien ein und desselben Tieres zu einander in Beziehung zu setzen. Diese Möglichkeit besteht bei *Solenobia.* Ich komme auf sie zurück.

b) *Ergebnisse.*

Da unsere Ergebnisse erst zum kleineren Teil mitgeteilt sind, dürfte es geboten sein, mit einer zusammenfassenden Bewertung abzuwarten, bis wenigstens die Arbeiten Beyer und Nüesch vollständig abgeschlossen sind. Überblickt man die bereits vorliegenden Deutungsversuche, so ist auch zu erkennen, dass nichts dringender ist, als neue, eingehende Analysen des intersexen Mosaiks; denn noch nicht einmal über die Grundphänomene der intersexen Entwicklung besteht Einigkeit. Vielleicht genügen aber die heute über die intersexen Solenobien mitgeteilten Befunde, um wenigstens auf einige Grundfragen eine Antwort zu geben. Diese lauten:

1) Erfolgt die sexuelle Entwicklung erst unter der Kontrolle des einen Geschlechtsfaktors, dann nach dem Drehpunkt unter der des konträren ? (These Goldschmidt; darunter soll im folgenden nichts anderes verstanden werden, als das, was im vorstehenden Satz ausgesagt ist.)

2) Oder haben wir erst Entwicklung mit dem gametischen Geschlecht, dann intermediäre Entwicklung ? (These Kosminsky).

3) Oder erfolgt die Entwicklung bei den Intersexen von Anfang an unter der Kontrolle beider Geschlechtsfaktoren ? (These Baltzer).

Die Thesen 1 und 2 rechnen mit einem Drehpunkt. Die These 3 tut es nicht. Zunächst ist also die Frage zu entscheiden, ob die Existenz eines Drehpunktes demonstriert werden kann. So viel uns bis heute bekannt ist, gibt es bei *Solenobia* nur ein Organ, an dem man darüber Positives aussagen kann. Es ist die Keimdrüse.

Wie ich früher schilderte (1929), ist in allen Keimfächern, die Samen- und Eizellen zugleich einschliessen, das Keimmaterial so geordnet, dass den Eiröhrenstielen das Eimaterial ansitzt und am blinden Ende der Keimfächer die Spermatogenese abläuft (vergl. z.B. Abb. 10 u. 11, S. 553, 1929). Da gegen den Ausführgang zu die ältesten Keimzellen liegen, am blinden Ende der Keimfächer die jüngsten, so schloss ich damals, und schliesse auch heute noch, dass die Entwicklung der Keimdrüse bei unseren Intersexen weiblich beginnt und nach dem Drehpunkt in männlicher Richtung zu Ende geführt wird; nach der Terminologie GOLDSCHMIDTS haben wir es also bei *Solenobia* mit weiblicher Intersexualität zu tun.

Nun fragt es sich aber, ob die geschilderten Verhältnisse in den gemischten Keimfächern nur eine Deutung zulassen. Da man an den Keimdrüsen der reinen Geschlechter jedenfalls bis in den ersten Puppenstadien am Kernbild und anderen Merkmalen ohne weiteres demonstrieren kann, dass das Alter der Keimzellen zunimmt, je mehr wir uns vom blinden Ende der Keimfächer den Ausführgängen nähern, und bei den gemischten Fächern der Intersexe jedenfalls mit Sicherheit in der Anordnung der Samenzellen dieselbe Gesetzlichkeit zu erkennen ist, scheint eine andere Deutung als die gegebene ausgeschlossen und damit ein Grundelement der GOLDSCHMIDT'schen These, wenigstens für ein Organ, gesichert zu sein.

Gerade GOLDSCHMIDT aber war es, der eine Vermutung zur Diskussion stellte, die gegen den Drehpunkt ins Feld geführt werden kann. „Die Geschlechtschromosomen bestimmen", so lautet GOLDSCHMIDTS Idee, „das Geschlecht des Somas einschliesslich der Gonaden ohne Keimzellen. Die Gonade ihrerseits bestimmt erst den Inhalt" (1931 *b*, S. 619). „Die Gonadenkaspel ist das Gewebe, das die Fähigkeit zur Morphogenese in männlicher Richtung besitzt, der Eiröhrenstiel das entsprechende Gewebe für weibliche Differenzierung. Je nach der F:M Situation beherrscht

das eine oder andere die Entwicklung, und diese Beherrschung kann kaum anders vorgestellt werden als durch eine Fernwirkung innerhalb des ganzen Organs, d. h. durch Produktion embryonaler Hormone oder wie wir es sonst nennen wollen. Die Geschlechtszellen aber, richtiger die Gonien, werden unabhängig von ihrer eigenen chromosomalen Beschaffenheit durch diese Embryonalhormone in der einen oder anderen Richtung sexuell determiniert. Kapselwirkung macht die Gonien männlich, Stielwirkung macht sie weiblich" (S. 646-647).

Baltzer benützt diese Vermutungen und stellt zur Deutung der geschilderten topographischen Verhältnisse innerhalb der gemischten Fächer die folgende Alternative: Der Umschlag kann rein zeitlich erfolgen; dann müssen diese Gonaden zuerst Geschlechtszellen in der einen Richtung und erst nachher in der anderen Richtung entwickeln. — Das Prinzip der Faktorengleichzeitigkeit könnte nach meiner Meinung (Seiler) in einem solchen Falle des zeitlichen Umschlages nicht angewendet werden. — Wenn aber der Umschlag, so folgert Baltzer weiter, durch Induktionsbezirke rein örtlich (oder örtlich und zeitlich) bedingt wird, so müssen bestimmte Gonadenbezirke ihren festen Geschlechtscharakter haben. Goldschmidt ist in seiner letzten Arbeit (1931) für die Gonade zu dieser Anschauung übergegangen. Er nimmt an, dass die Kapsel der Gonade als männlicher, der Ausführungsbereich als weiblicher Induktor wirkt (Baltzer, dieses Heft der Revue). Dem Zeitgesetz wird in diesem Fall eine ganz wesentliche Grundlage entzogen.

Die Alternative kann an *Solenobia* entschieden werden. Ich habe in meiner Analyse der Keimdrüsen der Intersexe (1929) ausdrücklich darauf hingewiesen, dass über normalen Eiröhrenstielen reine Hodenfächer vorhanden sein können. Viele mikrophotographische Abbildungen jener Arbeit demonstrieren diese Tatsache. Also kann der Eiröhrenstiel nicht als weiblicher Induktor wirken. Man könnte aber einwenden: Vielleicht ist es nur eine bestimmte Entwicklungsphase, während welcher diese Induktorwirkung erfolgen kann, und die Keimzellen waren während dieser Phase nicht reaktionsbereit. Darauf ist folgendes zu antworten: Wie aus der Arbeit Lautenschlager (1932) über die Embryonalentwicklung der weiblichen Keimdrüse von *Solenobia triquetrella* hervorgeht, wird mit dem Zusammenrücken der Urkeimzellen auch die bindegewebige Hülle um das Ovar gebildet, und gleich-

zeitig entsteht ventral am Ovar ein Zellpfropf, welcher das Material abgibt für die Eiröhrenstiele. Diese sind schon lange differenziert, bevor über das Geschlecht der Keimzellen, die über dem Eiröhrenstiel liegen, endgültig entschieden wird. Lange vor diesem Moment sind auch die Keimfächer schon abgegrenzt. Also fällt der Einwand, dass der Eiröhrenstiel zur Zeit seiner Aktionsbereitschaft kein Material zur Verfügung gehabt hätte, an dem die Induktorwirkung hätte angreifen können; noch weniger kommt in Frage, dass zu dieser Zeit überhaupt noch kein Keimmaterial vorhanden gewesen sein könnte; denn erst sind Keimzellen da, und nachher werden die Eiröhrenstiele gebildet.

Oder wäre denkbar, dass in den reinen Hodenfächern, welche auf normalen Eiröhrenstielen stehen, wohl eine Induktorwirkung vom Eiröhrenstiel ausgegangen ist und Eizellen gebildet wurden, diese aber dann wieder aufgelöst, etwa phagozytiert worden wären? Die Erfahrungen, die wir über die Verhältnisse in den intersexen Keimdrüsen gesammelt haben, sind nicht klein; alles in allem sind die Keimdrüsen von ungefähr 500 F_1-Tieren verschiedenen Alters und Intersexualitätsgrades geschnitten und analysiert worden, und es kann mit Sicherheit festgestellt werden, dass jedenfalls bis zum Vorpuppenstadium keinerlei Keimmaterial rückgebildet wird. Auf diese wichtige Frage komme ich zurück.

Mehr nebenbei sei endlich die Tatsache erwähnt, dass bei Intersexen gelegentlich weibliche oder männliche Keimzellengruppen, oder weibliche und männliche frei in der Leibeshöhle flottieren (vergl. 1929, Abb. 32), und, ohne dass sie in Zusammenhang stehen, weder mit Eiröhrenstielen noch Keimdrüsenkapsel, normal geschlechtlich determiniert sind und die Entwicklung auch zu Ende führen. Freilich wäre denkbar, dass ein Zusammenhang zur Zeit der Determination bestanden haben könnte. Ich habe aber keine Anhaltspunkte dafür, dass das der Fall war.

Die mitgeteilten Tatsachen sprechen also strikte gegen die Induktorhypothese, und die Existenz eines Drehpunktes darf an den gemischten Fächern der F_1-Keimdrüsen von *Solenobia* als bewiesen angesehen werden.

Dass das, was an den gemischten Fächern direkt demonstriert werden kann, auch für die ganze Keimdrüse gilt, wird kaum in Zweifel gezogen werden. Anders aber steht es mit der Frage, ob

für die Gesamtentwicklung der Intersexe ein Drehpunkt (oder Drehpunkte) angenommen werden darf. Da wird man Beweise zu fordern haben. An *Solenobia* ist es uns, wie bereits gesagt, bis heute nicht geglückt, für irgend ein anderes Organ, als die Keimdrüse, einen solchen Beweis zu erbringen. Bei *Lymantria* scheint noch am ehesten die Umwandlung der paarigen Labien in den unpaaren Uncus für die Existenz eines Drehpunktes zu sprechen. Bei starken weiblichen Intersexen ist die Labien-Uncusbildung basal unpaar, distal paarig (vergl. GOLDSCHMIDT 1931 *a*, S. 52, Abb. 30-32). Den paarigen Teil deutet GOLDSCHMIDT als Ansatz zur Labienbildung; nach dem Drehpunkt entsteht ein unpaares Organ, der Uncus. Bewiesen wäre diese Deutung aber erst, wenn gezeigt würde, dass das Wachstum dieser Labien-Uncusbildung ein basales ist, so wie GOLDSCHMIDT annimmt und wenn die Deutung des paarigen Teiles als Ansatz zur Labienbildung und die des unpaaren Teiles als Uncusbildung dadurch gesichert werden könnte, dass am paarigen Teil typische Labienstrukturen und am unpaaren Teil typische Uncusstrukturen nachgewiesen würden. Vorerst kann man die Labien-Uncusbildung auch im Sinne der BALTZER'schen oder KOSMINSKY'schen These deuten. Analoges trifft für andere intersexen Organe zu. Wie man also sieht, ist es nur ein Organ (die Keimdrüse), an dem man die Existenz eines Drehpunktes demonstrieren kann.

* * *

Erfolgt die Entwicklung nach dem Drehpunkt mit dem konträren Geschlecht (GOLDSCHMIDT), oder ist sie intermediär (KOSMINSKY)? Die Erfahrungen an der Keimdrüse geben der GOLDSCHMIDT'schen These recht. Da aber kann eingewendet werden: vielleicht können die Keimzellen nicht anders antworten als rein weiblich oder rein männlich. Wie das histologische Bild einer intersexen Keimdrüse aber aussehen müsste, wenn nach dem Drehpunkt intermediäre Entwicklung folgen würde, das ist bei gemischten Keimfächern abzulesen an der Übergangszone von Eimaterial zu Samenmaterial. Voll weiblich determinierte Zellen entwickeln sich normal weiter bis zum fertigen Reifei. Entsprechendes geschieht mit den ausreichend männlich determinierten Keimzellen. Im selben Keimfach reifen beide Sorten voll aus. Dazwischen aber ist eine Zone

von Zellen, die in der Entwicklung stecken bleiben (siehe Abb. 15, 1929). Ich nannte sie Eizysten, da sie insofern noch von der männlichen Phase erfasst werden können, als um sie, wie um die Spermatozysten, eine Zystenhülle gebildet werden kann. Was zur Zeit des Drehpunktes also noch nicht endgültig weiblich determiniert ist, müsste sich etwa so verhalten, wie diese Eizysten es tun. Oder wäre von Anfang an weder eine ausreichende weibliche, noch eine ausreichende männliche Determinierung vorhanden, so müssten die Keimfächer sich mit eben solchem Material füllen, wie es an der Übergangszone vorhanden ist. Vorgreifend sei hier schon gesagt, dass diese Zwischenzone gelegentlich sehr gross ist. Früher oder später erfolgt aber der Umschlag zu rein männlicher Entwicklung.

An der Keimdrüse kann somit gezeigt werden, dass bei Intersexen, entsprechend der Goldschmidt'schen These, die Entwicklung mit dem einen Geschlecht beginnt und nach dem Drehpunkt mit dem konträren Geschlecht zu Ende geführt wird.

Wiederum ist die Frage zu prüfen: gilt das nur für die Keimdrüse, oder gilt es allgemein, also für alle Organe ? Wie es ist, wird für jedes Organ zu prüfen sein. Man wird vermuten, dass an den Organen, welche in beiden Geschlechtern qualitativ verschieden sind, eine Entscheidung am leichtesten gelingen möchte; doch ist es möglich, dass die rein quantitativen oder einsinnigen Organe (vergl. Baltzer) dasselbe oder noch besseres leisten. Interessant wird z. B. der Vergleich der Intersexualitätsgrade quantitativer pupaler Merkmale mit den Intersexualitätsgraden der entsprechenden imaginalen Merkmale ein und desselben Tieres sein. Dieser Vergleich ist möglich; wir brauchen nur die Intersexualitätswerte der Organscheiden der Puppenhülle den Werten der entsprechenden Organe des aus dieser Hülle schlüpfenden Falters gegenüber zu stellen, und haben also zwei Entwicklungsstadien ein und desselben Tieres.

* * *

In den bis jetzt besprochenen Grundphänomenen der Intersexualität stimmen unsere Ergebnisse wenigstens teilweise mit den

GOLDSCHMIDT'schen Vorstellungen überein. Sie tun es nicht in den folgenden, nicht weniger wichtigen Fragen.

T r i t t d e r D r e h p u n k t g l e i c h z e i t i g i n a l l e n Z e l l e n d e s O r g a n i s m u s e i n ? „Dass das im grossen ganzen der Fall ist," schreibt GOLDSCHMIDT (1931*a*, S. 73), „geht ja aus dem gesamten Tatsachenmaterial hervor. Trotzdem wäre zu erwägen, ob nicht gewisse gesetzmässige Verschiebungen des Zeitpunktes innerhalb nicht grosser Grenzen denkbar wären, also etwa derart, dass gerade stark wachsende Organe schneller reagieren als andere. Es ist bis jetzt nicht gelungen, eine solche zusätzliche Gesetzmässigkeit zu finden, obwohl ich den Verdacht nicht loswerden kann, dass es dergleichen gibt." Mit der hier zur Diskussion stehenden Frage kann gleichzeitig noch die andere erledigt werden:

W a s k a n n ü b e r d i e D a u e r d e r E n t w i c k l u n g s - p h a s e a u s g e s a g t w e r d e n , i n w e l c h e r d e r U m s c h l a g v o n e i n e r G e s c h l e c h t s t e n d e n z z u r a n d e r e n e r f o l g t ? Nach GOLDSCHMIDT handelt es sich um einen kurzen Moment. Es ist wichtig, darüber Vorstellungen zu haben, denn wenn „der Umschlag zwischen den beiden Geschlechtsphasen nicht kurz und scharf, sondern allmählich und gleitend erfolgt, nähert sich die Anschauung des Zeitgesetzes der Annahme einer gleichzeitigen Faktorenwirkung" (BALTZER 1937*a*, S. 15; Zitat im Original gesperrt).

Wie gezeigt wurde, konnte bis jetzt nur an der intersexen Keimdrüse die Existenz des Drehpunktes demonstriert und bewiesen werden. Für alle anderen Organe fehlt ein solcher Beweis; das gilt sowohl für *Solenobia*, als auch für *Lymantria*. Damit ist aber gesagt, dass man vorerst die beiden oben gestellten Fragen nur für die Keimdrüsen beantworten kann. GOLDSCHMIDTS Antworten, die für den ganzen Organismus gelten sollen, können deshalb nur als Arbeitshypothesen betrachtet werden.

Ü b e r d i e F r a g e n a c h d e r D a u e r d e s „ D r e h - p u n k t e s " kann aus der Beschaffenheit der gemischten Keimfächer abgelesen werden, dass der Übergang von einer Geschlechtstendenz zur anderen, in unserem Fall der weiblichen Intersexualität, „nicht kurz und scharf, sondern allmählich und gleitend" (BALTZER) erfolgt. Ein gemischtes Keimfach sieht bei *Solenobia* etwa so aus: auf den Eiröhrenstiel mögen apikalwärts erst einige

normale Eikammern folgen; dann kommen Eikammern mit Störungen in den Lagebeziehungen von Eizelle und Nährzellen (vergl. BEYER); dann kommt Ei- und Nährzellenmaterial, das nicht mehr zu Eikammern geordnet ist, und zwar ist die Menge dieses ungeordneten Materials in der Regel beträchtlich. Dann folgt eine Zone von Zellen, die gelegentlich schwer auf ihr Geschlecht angesprochen werden können. Es mögen ungenügend determinierte und in der Entwicklung stecken gebliebene Eizellen sein, oft von Zystenhüllen umgeben (Eizysten); es mögen nicht ausreichend männlich determinierte Zellen sein. Darauf kann normales Samenzellenmaterial folgen.

Aus diesen Tatsachen folgt, dass wir für die Keimdrüse mit einem gleitenden Übergang von der einen Geschlechtstendenz zur anderen zu rechnen haben. Der „Drehpunkt" ist nicht von kurzer Dauer. Was wirklich beobachtet wird, ist eine längere „Drehphase".

So für die Keimdrüse von *Solenobia.* Aus den Bildern GOLDSCHMIDTS von der Keimdrüse weiblicher Intersexe ist zu entnehmen, dass die Verhältnisse bei *Lymantria* im Prinzip gleich liegen. Für die Drehphase muss BALTZERS These von der gleichzeitigen Wirkung von F und M Gültigkeit haben, und für seine Vorhersagen bietet unser Objekt schöne Beispiele, worauf BALTZER selbst hinwies. Ich verweise auf seine Ausführungen (1937*b*).

Noch weniger stimmen unsere Ergebnisse mit Goldschmidts Vorstellung vom gleichzeitigen Eintreten des Drehpunktes in allen Zellen des Organismus überein. Darauf wies ich bereits früher hin (1929). Meine Ausführungen und Vorstellungen von damals bedürfen aber wesentlicher Korrekturen. Einmal schloss ich unbedenklich von den Verhältnissen der Keimdrüse auf die des ganzen Organismus. Ob man das tun darf, ist mir heute fraglich geworden. Dann war ich der Meinung, dass die Keimdrüse und auch die anderen Organe der intersexen Solenobien unregelmässiger gebaut sind als die der intersexen Lymantrien und dass deshalb zur Erklärung des Mosaiks der Solenobien zusätzliche Hilfshypothesen notwendig seien (vergl. 1929, S. 567-574).

Diese sind heute, soweit sie nur dazu dienen sollten, den unregelmässigen Bau der Solenobien zu erklären, überflüssig; denn einmal ergaben die Messungen KEILS (1936), dass die intersexen Solenobien regelmässiger gebaut sind, als man nach blosser Schätzung hätte glauben mögen. Die Störungen in der Korrelation zwischen den einzelnen Organen dürften kaum grösser sein als bei *Lymantria* nach den Angaben KOSMINSKYS. Vor allem aber stimmen die beiden Objekte im Bau der intersexen Keimdrüse in allen wesentlichen Punkten überein. Das ergibt sich aus der letzten Schilderung, die GOLDSCHMIDT vom Bau der intersexen Keimdrüse gab (1931 *b*). Bei *Lymantria* sowohl als bei *Solenobia* können in ein und derselben Keimdrüse vorhanden sein: reine oder fast reine Eiröhren, gemischte Fächer in beliebigen Stadien der Umwandlung von der Eiröhre zum Hodenfach, reine oder fast reine Hodenfächer (vergl. GOLDSCHMIDTS Rekonstruktion einer intersexen Gonade in Abb. 10 A und 10 B, S. 636, 637, und meine Abb. der Arbeit 1929).

Diese Tatsachen sprechen dafür, dass selbst innerhalb eines Organes, in unserem Falle innerhalb der Keimdrüse, die Drehphase zu sehr verschiedener Zeit beginnen kann, und man wird bereit sein, anzunehmen, dass die Phasendifferenzen noch grösser sein könnten, wenn wir verschiedene Organe in Betracht ziehen würden.

Gegen diese Schlussfolgerung kann eingewendet werden, dass die Drehphase in allen Zellen einer Gonade gleichzeitig beginnen könnte, das Keimmaterial der verschiedenen Fächer aber verschieden reaktionsbereit sein könnte. Gegen diese Denkmöglichkeit spricht die Tatsache der Synchronie der Entwicklungsvorgänge in den Fächern einer Gonade, die gerade bei Schmetterlingen besonders ausgeprägt ist. Befinden sich die Spermatozyten, die dem Vas deferens anliegen, in einem Hodenfach z.B. in der zweiten Reifeteilung, so folgen gegen das blinde Ende des Faches in konzentrischen Reihen Zysten mit Samenzellen in der Interphase, der ersten Reifeteilung, der Prophasen usw. (vergl. Abb. 8, S. 550, 1929). Ist das in einem Fach so, so verhalten sich alle anderen Fächer gleich, und zwar gilt das nicht nur für die Hoden der reinen Männchen, es ist in den Hodenfächern der Intersexe genau so. Und Analoges gilt für das Ovar. Somit wäre es rein willkürlich, anzunehmen,

dass die Keimzellen der verschiedenen Keimfächer verschieden reaktionsbereit sind. Und es bleibt zur Erklärung des verschiedenen Verhaltens der Keimfächer einer Gonade nur die Deutung, dass die Drehphase in den verschiedenen Keimfächern zu verschiedener Zeit beginnen kann.

Goldschmidt vertrat in seinen früheren Arbeiten über die Keimdrüsen weiblicher Intersexe von *Lymantria* die Ansicht, dass das Eimaterial nach dem Drehpunkt phagozytiert wird, die Phagozytose in den verschiedenen Fächern verschieden rasch voranschreitet und deshalb das variable Bild der Keimfächer zu stande komme. Auch in der zusammenfassenden Darstellung „Die sexuellen Zwischenstufen" (1931 *a*) hält er noch an dieser Anschauung fest. In der im gleichen Jahr erschienenen letzten Arbeit über die Umwandlung der Gonaden bei Intersexen (1931 *b*) spricht er allerdings nur noch von einer Phagozytose der jüngeren Oozyten und einer „meist nicht völlig gelingenden Zerstörung der alten Oozyten" (S. 646).

An *Solenobia* haben wir die Frage der Phagozytose sorgfältig und an grossem Material verschiedenen Alters bis zum Imagotier geprüft und nichts derartiges gefunden. Mehr oder minder aufgelöst wird in den verschiedenen Puppenstadien allein das ungeordnete Eimaterial (vergl. Beyer).

Ich glaube somit gezeigt zu haben, dass das Bild der intersexen Keimdrüsen nur verstanden werden kann unter der Annahme eines verschiedenen Beginnes der Drehphase.

c) *Zusammenfassung.*

Wie aus meinen Ausführungen hervorgeht, können an unserem Objekt einige der Grundvorstellungen Goldschmidts über das Phänomen der Intersexualität, mit wesentlichen Korrekturen freilich, bestätigt werden. An der Keimdrüse kann gezeigt werden, dass die sexuelle Entwicklung weiblich beginnt und früher oder später in die männliche Richtung umschlägt. Der Übergang von einer Geschlechtstendenz zur anderen erfolgt,

entgegen den Vorstellungen GOLDSCHMIDTS, allmählich und gleitend. Das gilt zweifellos für *Lymantria* ebenso wie für *Solenobia*. Der Beginn der Drehphase kann ferner in den verschiedenen Fächern zu verschiedener Zeit einsetzen. Wiederum dürfte das für *Lymantria* ebenso gelten, wie für *Solenobia*. Für *Solenobia* steht diese Feststellung ausser Frage.

Allein an der Keimdrüse der Intersexen ist eine gestaffelte Wirkung von F und M nachgewiesen; für andere Organe konnte ein solcher Beweis bis jetzt nicht erbracht werden. Es scheint uns deshalb geboten zu sein, in Zukunft auch mit der Möglichkeit zu rechnen, dass andere Organe in anderer Weise auf das Stärkeverhältnis F:M reagieren könnten, wie die Keimdrüsen, resp. die Gonien es tun. Dass eine solche Marschroute von der Deutung, die GOLDSCHMIDT dem sexuellen Mosaik der Intersexe in seinem Zeitgesetz gab, wegführen müsste, liegt auf der Hand. Aus meiner ganzen Darstellung geht hervor, dass ich keineswegs der Meinung bin, dass mit dem Nachweis eines Drehpunktes über die Gültigkeit des Zeitgesetzes schon entschieden ist.

Über die Ergebnisse der Analyse des Mosaiks unserer Intersexe haben meine Mitarbeiter das gesagt, was heute gesagt werden kann (vergl. BEYER und NÜESCH, dieses Heft der Revue).

* * *

Anlässlich einer Demonstration unseres Materials an der Tagung der Schweizerischen Zoologischen Gesellschaft hatten wir die Möglichkeit, mit Kollegen BALTZER unsere Befunde durchsprechen zu können. Für die vielen Anregungen, die wir aus dieser Diskussion gewonnen haben, sind wir zu grossem Dank verpflichtet.

LITERATUR.

1937*a*. BALTZER, F. *Analyse des Goldschmidt'schen Zeitgesetzes der Intersexualität auf Grund eines Vergleiches der Entwicklung der Bonellia- und Lymantria-Intersexe. Zeitlich gestaffelte Wirkung der Geschlechtsfaktoren (Zeitgesetz) oder Faktorengleichzeitigkeit (Gen-Gleichgewicht).* Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 136, I, S. 1-43. (Hier die *Bonellia*-Literatur, S. 41 ff.)

1937*b*. —— *Entwicklungsphysiologische Analyse der Intersexualität.* Revue Suisse de Zool., T. 44, dieses Heft, S. 331-352.

1937. BEYER, R. *Über die Keimdrüse und ihre Ausführwege bei den intersexen F_1-Puppen von Solenobia triquetrella.* Ebenda, S. 319-329, 7 Abb.

1931. DU BOIS, A.-M. *Morphologische Untersuchungen über die Entwicklung des Kopulationsapparates der intersexuellen Weibchen von Lymantria dispar L.* Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 124, S. 93-137, 44 Abb.

1927. GOLDSCHMIDT, R. *Physiologische Theorie der Vererbung.* Verlag Springer, Berlin. 247 S., 59 Abb.

1931*a*. —— *Die sexuellen Zwischenstufen.* Verlag Springer, Berlin, 528 S., 214 Abb.

1931*b*. —— *Neue Untersuchungen über die Umwandlung der Gonaden bei intersexuellen Lymantria dispar L.* Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 124, Heft 3/4, S. 618-653, 36 Abb.

1935. KEIL, I. *Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Schmetterlinge. II. Die äussere Morphologie der F_1-Puppen.* Revue Suisse de Zool., T. 42, S. 427-436, 6 Abb. (vorläufige Mitteilung).

1936. —— *Dasselbe*, definitive Arbeit. Zeit. f. indukt. Abst. u. Vererb., Bd. 72, S. 313-360, 23 Abb.

1936. KOSMINSKY, P. *Zum Problem der Intersexualität beim Schwammspinner (Lymantria dispar L.).* Ebenda, Bd. 71, S. 420-428. (Hier die weiteren Arbeiten von KOSMINSKY und seinen Mitarbeitern.)

1932. LAUTENSCHLAGER, F. *Die Embryonalentwicklung der weiblichen Keimdrüse bei der Psychide Solenobia triquetrella.* Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. d. Tiere, Bd. 56, S. 121-162, 32 Abb.

1937. NÜESCH, H. *Über den Bau der F_1-Imagotiere von Solenobia triquetrella.* Revue Suisse de Zool., T. 44, dieses Heft, S. 309-318, 5 Abb.

1923. SEILER, J. *Geschlechtschromosomenuntersuchungen an Psychiden. IV. Die Parthenogenese der Psychiden.* Zeitsch. f. indukt. Abst. u. Vererb., Bd. 31, S. 1-99, 3 Taf., 12 Abb.

1927. —— *Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Schmetterlinge.* Biol. Zentralbl., Bd. 47, S. 426-446, 12 Abb.

1929. —— *Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Schmetterlinge.* I. *Die Keimdrüse der intersexen F_1-Raupen.* Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. 119, S. 543-576, 34 A bb.

1935. —— *Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Schmetterlinge.* III. *Der Einfluss von Temperaturfaktoren auf das F_1-Resultat der Solenobia triquetrella-Kreuzungen.* Revue Suisse de Zool., T. 42, S. 437-445, 2 Abb.

1936*a*. —— *Neue Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer Schmetterlinge mit Männchen zweigeschlechtlicher Rassen.* Verh. d. Deutsch. Zool. Gesell. 1936, S. 147-150.

1936*b*. —— *Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Schmetterlinge.* IV. *Entwicklungsmechanische Bemerkungen über die intersexen F_1-Puppen aus den Solenobia triquetrella-Kreuzungen.* Zeitsch. f. indukt. Abst. u. Vererb., Bd. 72, S. 361-377, 4 Abb.

Tome 44, nº 16. — Juillet 1937.

Mitgeteilt an der Generalversammlung der Schweizerischen Zoologischen Gesellschaft, in Zürich, den 3. und 4. April 1937.

Über den Bau der F_1-Imagotiere von *Solenobia triquetrella*

(Vorläufige Mitteilung)

von

Hans NÜESCH
(Aus dem anat.-physiol. Institut der E.T.H. Zürich.)

Mit 5 Abbildungen.

Wie schon früher von Seiler (1927) festgestellt wurde, zeigt auch das Imagotier von *Solenobia triquetrella* für Intersexualitätsuntersuchungen den Vorteil des grossen Sexualdimorphismus. Ausser den Unterschieden in den Geschlechtsorganen, die in beiden Geschlechtern einen verschiedenen Bauplan haben, ist das Weibchen infolge starker Reduktion auch in den meisten übrigen Organen anders gestaltet als das Männchen. Den grossen Augen des Männchens entsprechen kleine weibliche mit nur 1/10 soviel Facetten. Statt der kräftigen männlichen Fühler hat das Weibchen nur kurze dünne. Auch die Beine sind beim Weibchen nur sehr schwach entwickelt. Seine Flügel sind als unscheinbare Säckchen kaum zu sehen, und dementsprechend ist auch der Thorax als solcher sehr einfach gebaut. Die Unterschiede bei diesen Organen des Vorderkörpers sind hauptsächlich nur quantitativ: geringere Grösse, schwächere Chitinisierung und Beschuppung usw.

Vorliegende Untersuchung hat die morphologischen Verhältnisse der F_1-Tiere und die Korrelationen zwischen den einzelnen Organen festzustellen. Es fragt sich dann, wie die gefundenen Tatsachen zu deuten sind und besonders, inwieweit sie mit den Forderungen des Goldschmidt'schen Zeitgesetzes übereinstimmen.

Diese vorläufige Mitteilung enthält die Ergebnisse der Untersuchungen von Auge, Fühler und den Genitalsegmenten. Das Material umfasst 55 Weibchen der tetraploid-parthenogenetischen Rasse, 52 Männchen der diploid-bisexuellen Rasse und etwa 120 F_1-Tiere. Unter diesen F_1-Tieren sind nur 2 normal, d. h. in keinem Merkmal intersex, und zwar sind es zwei Weibchen. Qualitative Merkmale habe ich durch Schätzung in Intersexualitätsklassen eingeteilt, bei quantitativen den Wert aber in Prozent des Unterschiedes zwischen dem Mittelwert der normalen Weibchen und Männchen umgerechnet, wie es schon KEIL (1936) tat. Leider ist die Bewertung des Intersexualitätsgrades nicht so sicher wie bei der Puppenuntersuchung von KEIL, da ich nicht relative, auf ein allgemeines Körpermass bezogene Werte verwenden konnte, sondern nur absolute. Die F_1-Tiere sind in der Grösse je nach der Menge von Eiern, die sie enthalten, so verschieden, dass sich kein allgemeines Grundmass (wie z. B. bei der Puppe Länge + Breite des Tieres) finden liess.

Die Tiere ordnete ich in eine Reihe von rein weiblichem zu rein männlichem Bau. Ein Tier mit mehr weiblichem Aussehen nenne ich Tier mit niederem Intersexualitätsgrad, ein fast männlich aussehendes ein solches mit hohem Intersexualitätsgrad. Es soll damit nicht gesagt sein, dass die einzelnen Tiere weniger oder mehr umgewandelte Weibchen, d. h. weibliche Intersexe im Sinne GOLDSCHMIDT's seien. Es sei gleich hier darauf hingewiesen, dass bei den hier beschriebenen Organen bis jetzt nichts auf das Vorhandensein eines Drehpunktes und damit auf Geschlechtsumkehr im Lauf der Entwicklung hindeutet. Ich beginne die Intersexenreihe beim Weibchen, weil SEILER (1937) aus dem Bau der F_1-Keimdrüse schliesst, dass in diesem Organ ein Drehpunkt von weiblicher zu männlicher Entwicklungsrichtung demonstriert werde.

MORPHOLOGISCHE VERHÄLTNISSE BEI WEIBCHEN, MÄNNCHEN UND F_1-TIEREN.

1) *Auge.*

Das weibliche Facettenauge besitzt im Mittel 33,4 Facetten im Bereich von 14-59. Die Facettenzahl des Männchens schwankt von 248-376 mit einem Mittelwert von 303,6. Die F_1-Tiere be-

sitzen Werte von 26-257. Auch diejenigen Tiere, die einen vollständig männlichen Kopulationsapparat haben, erreichen also nur den männlichen Minimalwert, nicht aber den Mittelwert.

Entwicklung: UMBACH (1934) fand bei *Ephestia*, dass die Zellgruppenbildung der einzelnen Facetten aufeinanderfolgend in der Vorpuppe und in der ersten Puppenzeit stattfindet. Es handelt sich dabei aber nur um die Unterteilung einer grossen Imaginalscheibe, die schon in der Vorpuppe vorhanden ist.

2) *Fühler.*

Die Fühler der beiden Geschlechter unterscheiden sich hauptsächlich in ihrer Länge, Gliederzahl, Beschuppung und Beborstung.

Die Länge des weiblichen Fühlers beträgt etwas weniger als die Hälfte des männlichen, nämlich im Mittel 1040 Einheiten im Bereich 850-1195 gegenüber 2130 im Bereich 1835-2402. Die Werte der F_1-Fühler verteilen sich auf den ganzen Intersexualitätsbereich, überschreiten die weiblichen Werte nach unten stark, den männlichen Mittelwert nach oben nur wenig. Die zahlreichen Minusabweicher der F_1-Tiere sind wohl bedingt durch ihre Triploidie gegenüber den tetraploiden weiblichen Tieren, die den Nullpunkt ergaben (absolute Werte !). Anderseits überragen die grössten Längen den männlichen Mittelwert kaum, was sie gegenüber den diploiden Männchen wohl tun müssten. Es scheint also, als ob auch die Fühlerlänge den der Triploidie entsprechenden männlichen Wert nicht ganz erreichen würde.

Die Gliederzahl des weiblichen Fühlers schwankt von 17-23 bei einem Mittelwert von 19,8. Das Männchen hat im Mittel 30,4 Glieder im Bereich von 28-33. Die F_1-Fühler zählen 16-28 Glieder, also auch hier wird das männliche Variationsgebiet nur eben erreicht.

Beschuppung und Beborstung. Während der weibliche Fühler ganz kahl ist, besitzt der männliche auf der Vorderseite zahlreiche Schuppen, auf der Caudalseite dagegen dichtstehende Borsten. Bei den F_1-Tieren treten alle Übergänge vom weiblichen zum männlichen Zustand auf, wobei Borsten und Schuppen im Erscheinen weitgehend unabhängig von einander sind. Auch kann dichtere Beschuppung oder Beborstung nur fleckenweise proximal oder distal vorhanden sein.

Entwicklung: Länge und Gliederzahl sind bei der Ver-

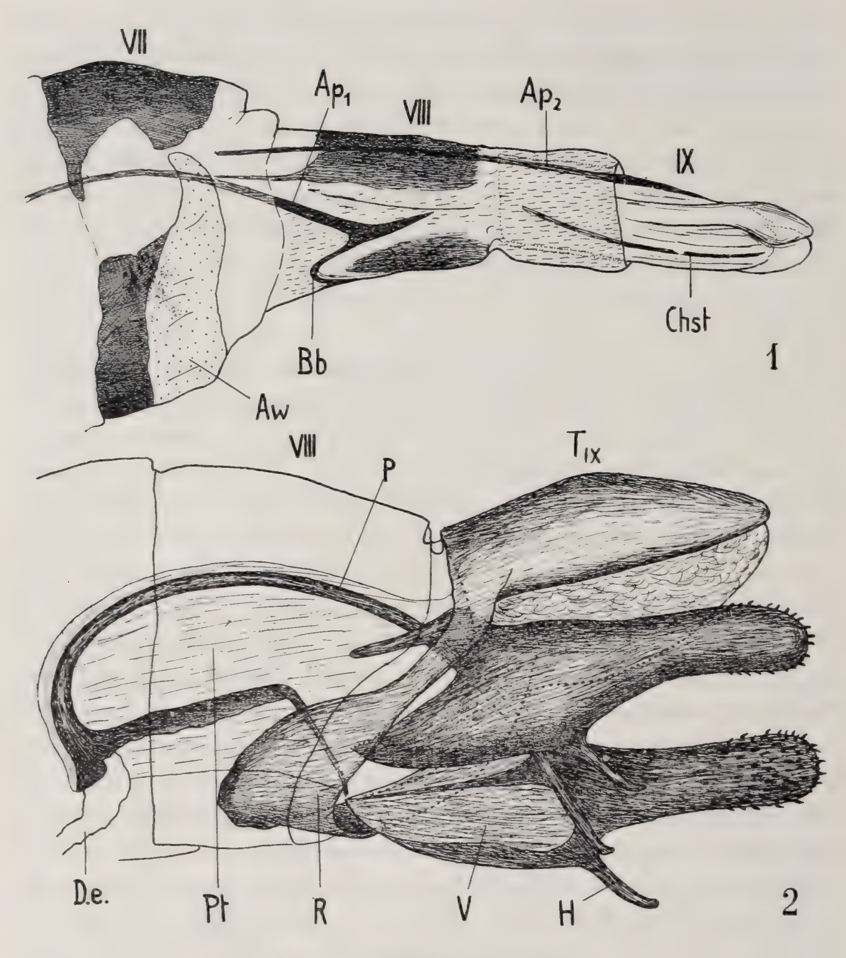


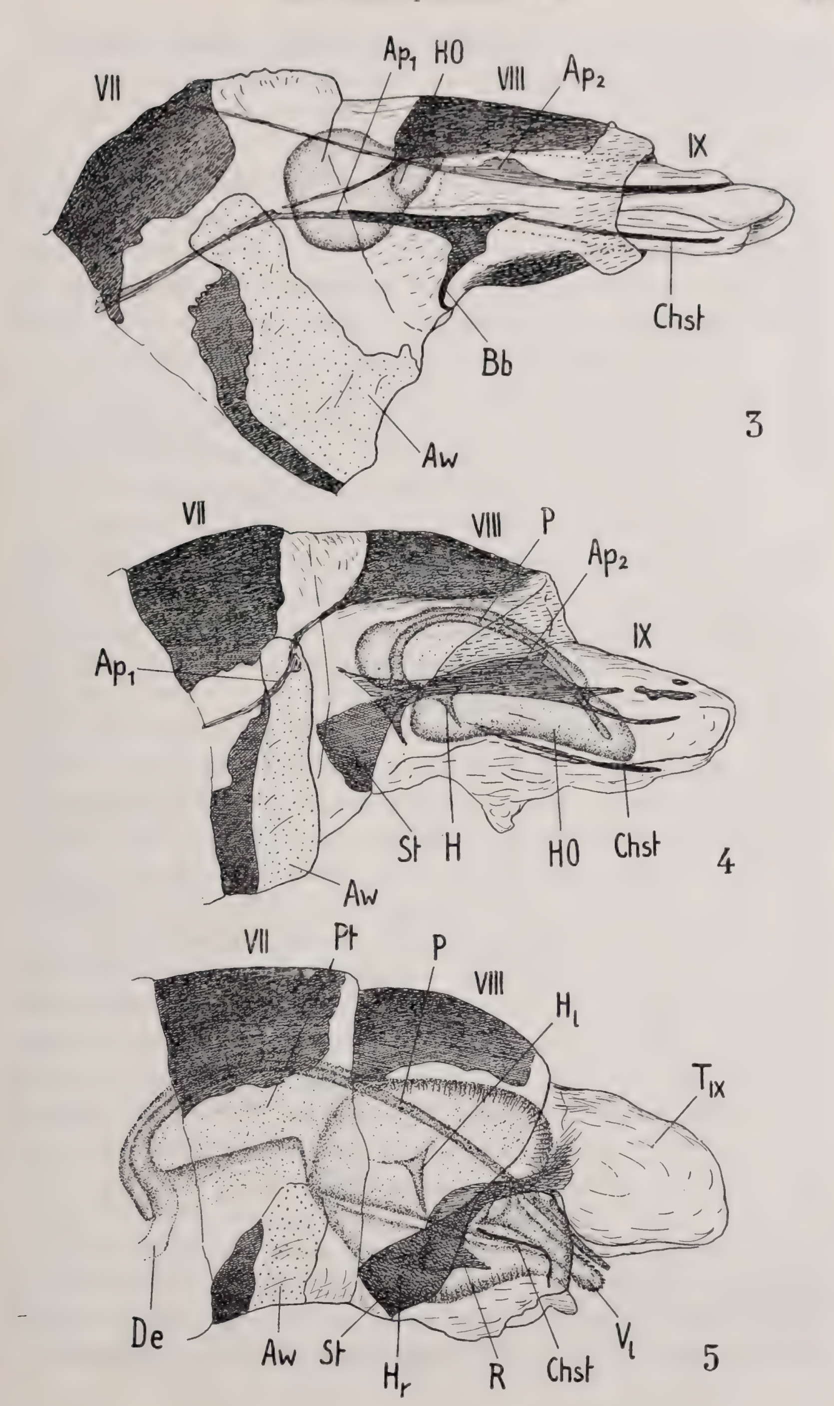
Abb. 1-5 Genitalsegmente.

Abb. 1.
Weibchen Vergr. 61 ×. Abb. 2. Männchen. Vergr. 71 ×.

Abb. 3-5.
3 Intersexe mit steigendem Intersex.-Grad (nach Aufhellungspräp.).
Vergr. 52, 56, 57 ×.

Bei den Intersexen Herold'sches Organ mit Penis und Valven punktiert.

VII-IX = Abdominalsegmente, Ap_1 = vordere Apophysen, Ap_2 = hintere Apophysen, Aw = Afterwolle (nur Areal gezeichnet), Bb = Bursabogen, Chst = ventr. Chitinstäbe, D.e. = Ductus ejaculatorius, H_l und H_r = Haken der linken und rechten Valve, HO = Herold'sches Organ, P = Penis, Pt = Penistasche, R = Ring, St = Sternit des 8. Segm., T_{IX} = Tergit des 9. Segm., V = Valve.


VII
Ap1
HO
VIII
Ap2
IX
Chst
Bb
Aw
3
VII
VIII
P
Ap2
IX
Ap1
St
H
HO
Chst
4
Aw
VII
Pt
P
VIII
Hl
TIX
De
Aw
St
Hr
R
Chst
Vl
5

puppung differenziert, Schuppen und Borsten entstehen erst am Imagofühler in der Puppe.

3) *Genitalsegmente.*

Das Weibchen (Abb. 1) besitzt im 7. Abdominalsegment ventral einen Busch feiner Haare, die sog. Afterwolle, die bei der Eiablage abgestossen wird (in der Zeichnung ist nur das Areal Aw angegeben). Das 8. Segment trägt ventral den Eingang zur Bursa copulatrix, die Kopulationsöffnung. Gerade davor liegt ein scharf gezogener, quer verlaufender Chitinbogen (= Bursabogen Bb), an dem die 1. Apophysen (Ap_1) sitzen. Das 9. Segment bildet den Hauptteil der Legeröhre. Es trägt dorsal die 2. Apophysen (Ap_2), die wie das 1. Paar im Körperinnern zum Muskelansatz weit nach vorn ragen, und ausserdem ventral zwei Chitinstäbe (Chst). Terminal münden After und Eileiter zwischen zwei kleinen Vorsprüngen. Typische Labien, wie sie z. B. *Lymantria* besitzt, fehlen. Entwicklung: Apophysen und Bursabogen werden in der Puppe gebildet, das Afterwollepolster ist bereits in der erwachsenen Raupe als grosse Imaginalscheibe vorhanden. Wann diese Anlage erscheint, ist noch festzustellen.

Beim Männchen (Abb. 2) sind Segment 7 und 8 normale Abdominalsegmente und nur ventral etwas unter den 6. Sternit nach vorn gezogen. Der 9. Sternit hängt als schmaler Ring (R) vorn ventral am Tergit (T_{IX}), der weit nach hinten ragt und am Ende die Afteröffnung trägt. Am hinteren Rand des Ringes sitzen lateral die Valven (V), Zangen, die bei der Kopulation eine Rolle spielen und einen charakteristischen Haken (H) tragen. Hinter dem Ring mündet die Penistasche (Pt), aus welcher der Penis (P) hervorschaut. Das Abdominalende trägt bei *Lymantria* und andern Formen einen dorsalen Fortsatz, den Uncus, welcher hier fehlt. Entwicklung: Sie wurde durch Zander (1903) und Du Bois (1931) untersucht. Danach ist der Ring eine Bildung der Puppe. Das Herold'sche Organ, aus dem später Penistasche, Penis und Valven hervorgehen, ist schon im 1. Raupenstadium vorhanden. Die Valven gelangen in sehr unentwickeltem Zustand an die Körperoberfläche und differenzieren sich erst hier zur definitiven Form aus. Nach der Feststellung von Beyer liegen sie auch bei *Solenobia* gleich nach der Verpuppung als flache Scheiben aussen neben der Öffnung des Herold'schen Organs.

Bei den F_1-Tieren (Abb. 3-5) findet sich eine fast lückenlose Reihe vom weiblichen zum männlichen Bau. Die Afterwolle wird im Areal allmählich von der Seite her reduziert, verschwindet aber von allen weiblichen Teilen zuletzt. Im 8. Segment reduziert sich der Bursabogen von lateral her unter gleichzeitiger Verkürzung der 1. Apophysen. Bei hohen Intersexualitätsgraden verschwindet die Bursaöffnung und auch der Bogen. Die Ansatzstelle der 1. Apophysen wird jederseits durch Verbreiterung zu einem Sternit (St). Im 9. Segment werden die 2. Apophysen durch Verkürzung unter gleichzeitiger Verbreiterung rückgebildet. Bei den Apophysen beginnend, bildet sich jederseits der vorderste Teil des Segments erst lateral, in höheren Intersexualitätsgraden auch ventral zum Ring aus. Solche unvollkommenen Ringbildungen treten aber erst bei bedeutender Reduktion der Apophysen auf. (Reduktion, Verbreiterung usw. sind auch hier nur als beschreibende Ausdrücke aufzufassen, die den Übergang von Tier zu Tier innerhalb der Reihe kennzeichnen. Über die ontogenetischen Vorgänge beim einzelnen Individuum sei damit nichts ausgesagt.)

Im hinteren Abdomen ist bei mittleren Intersexualitätsgraden eine im Innern meist beborstete Chitinblase, ein abgeändertes Herold'sches Organ (HO), vorhanden. In ihren Hohlraum kann von vorn als Einstülpung ein verschieden gut ausgebildeter Penis ragen, lateral treten als erstes Valvenmerkmal die Haken auf. In den höchsten Intersexualitätsgraden besitzt die Blase ventral im 9. Segment eine Öffnung und die Valven sind teilweise ausgestülpt (s. Abb. 5 V_1. Bei diesem Tier ist die Blase zudem etwas nach links gedreht). Die Endglieder der Reihe haben einen völlig männlichen Kopulationsapparat. Die Valven werden bei höherer Intersexualität, was Borsten, Haken und Braunfärbung betrifft, ohne Ausstülpung im Blaseninnern fast vollständig ausgebildet. Sie liegen dann als Teil der Blasenwand im Innern des Körpers, während ihre Anhänge in den Hohlraum der Blase ragen.

Korrelationen.

Zur Feststellung der Beziehungen zwischen den einzelnen Organen wurde ihr Intersexualitätsgrad korreliert. Aus den Tabellen kann man ablesen, welches Organ jeweils mehr intersex ist. Es ergibt sich folgende Reihe:

Fühlergliederzahl — Fühlerbeschuppung — Fühlerbeborstung — 2. Apophysen-Ring — Bursabogen — Auge — Fühlerlänge — Afterwolle — HEROLD'sches Organ.

Dies besagt also, dass bei den meisten Tieren die Fühlergliederzahl stärker intersex ist als alle andern aufgezählten Merkmale, die Fühlerbeschuppung stärker intersex ist als alle folgenden der Reihe usw. Die Stellung der Fühlerlänge ist wegen des erwähnten diploid-tetraploid-Verhältnisses unsicher.

Diese Korrelationen der Intersexualitätsgrade der Organe gelten als Durchschnitt für alle untersuchten Tiere. Im einzelnen gibt es viele Ausnahmen. Besonders interessieren hier Abweichungen von früh und spät angelegten Organen. Die Beborstung z.B. als spät erscheinendes Merkmal ist bei immerhin 5 Tieren 30 oder mehr Prozent weniger männlich als die früh erscheinenden Organe Afterwolle und HEROLD'sches Organ. Das Auge zeigt gegenüber dem HEROLD'schen Organ die gleiche Abweichung dreimal, die Fühlergliederzahl einmal. In den Gruppen früh und spät angelegter Organe selbst treten diese Verschiebungen noch häufiger auf. Die Fühlergliederzahl hinkt bei 4 Tieren gegenüber den Apophysen und dem Ring um 30% oder mehr im Intersexualitätsgrad nach, gegenüber dem Bursabogen bei 3 Tieren. Die Afterwolle, die meist einen leicht höheren Intersexualitätsgrad hat als das HEROLD'sche Organ, ist bei 14 Tieren um 30 oder mehr Prozent weniger intersex als dieses.

Es fragt sich nun, ob diese Verhältnisse bei den F_1-Tieren von *Solenobia* durch das GOLDSCHMIDT'sche Zeitgesetz erklärt werden können. Dieses besagt, „dass die Reihenfolge, in der die einzelnen Organe und Organteile in der intersexuellen Reihe die Charaktere des andern Geschlechtes annehmen, genau die Umkehrung der Reihenfolge ist, in der sich die Organe entwicklungsgeschichtlich differenzieren" (Physiolog. Theorie, S. 22). Dabei schliesst GOLDSCHMIDT (1931) von der Differenzierungsreihenfolge auf eine entsprechende Determinierungsreihe zurück.

Vergleichen wir also die entwicklungsgeschichtlichen Daten der Organe mit ihrem Intersexualitätsgrad, so finden wir folgende Verhältnisse:

Die Gliederzahl des Fühlers geht seiner Beschuppung und Beborstung im Intersexualitätsgrad leicht voraus. Die Schuppen und

Borsten erscheinen erst am Imagofühler, während die Gliederzahl schon gleich nach der Verpuppung am Puppenfühler festgestellt werden kann. Aus dem Zeitgesetz würde also folgen, dass die Schuppen und Borsten einen höhern Intersexualitätsgrad zeigen als die Gliederzahl. Die tatsächlichen Verhältnisse sind umgekehrt. — Gliederzahl, Länge, Schuppen und Borsten des Fühlers sowie die Facettenzahl werden bei oder nach der Verpuppung ausgebildet, das HEROLD'sche Organ ist schon im 1. Raupenstadium als typisch männliche Differenzierung zu erkennen. Auch die Afterwolle ist schon während der Larvenzeit als grosse Imaginalscheibe vorhanden. Die Forderung des Zeitgesetzes, dass die erstgenannte Gruppe von Merkmalen einen höheren Intersexualitätsgrad zeigt als das HEROLD'sche Organ und die Afterwolle (s. oben die Reihe), wird durch die Tatsachen also erfüllt.

Gegen die Gültigkeit des Zeitgesetzes spricht das gleichzeitige Vorhandensein von früh angelegten männlichen und spät angelegten weiblichen Organen. 11 Tiere besitzen ein wenn auch unvollkommenes HEROLD'sches Organ neben verschieden gut ausgebildeten 1. und 2. Apophysen. Auch das Vorkommen grosser Abweichungen von der durchschnittlichen Reihenfolge der intersexen Umwandlung steht im Widerspruch mit dem Zeitgesetz. Es ist anzunehmen, dass die zeitliche Reihenfolge der Determination der Organe in der Normalentwicklung bei allen Solenobien dieselbe ist. Also müsste ein Drehpunkt auch immer eine bestimmt geordnete Situation hervorrufen, wo immer er auch liege. Durch die allgemeine Variation können doch wohl nur kleinere Abweicher erklärt werden.

Zusammenfassend stelle ich fest, dass in dem untersuchten Material manche Tatsachen mit den Forderungen des GOLDSCHMIDT'schen Zeitgesetzes im Einklang stehen. Andere sprechen gegen seine Gültigkeit. Da wir über die Organdetermination bei den Schmetterlingen fast nichts wissen, lässt sich über die Anwendbarkeit des Gesetzes bei der Deutung der *Solenobia*-Intersexen noch nichts Endgültiges sagen. Auf das Vorhandensein eines Drehpunktes lässt bei den untersuchten Organen bis jetzt nichts schliessen.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. J. SEILER, danke ich herzlich für die Überlassung des Materials und für seine stete Anteilnahme an meiner Arbeit.

ZITIERTE LITERATUR

1931. Du Bois, A.-M. *Morphologische Untersuchungen über die Entwicklung des Kopulationsapparates der intersexuellen Weibchen von Lymantria dispar L.* Arch. f. Entwicklungsmech., 124, 93.

1927. Goldschmidt, R. *Physiologische Theorie der Vererbung.* Springer, Berlin.

1931. —— *Die sexuellen Zwischenstufen.* Springer, Berlin.

1936. Keil, I. *Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Schmetterlinge. II. Die äussere Morphologie der F_1-Puppen aus den Solenobia triquetrella-Kreuzungen.* Z. f. ind. Abst.- u. Vererbgsl., 73, 313.

1927. Seiler, J. *Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Schmetterlinge.* Biol. Zentralbl., 47, 426.

1937. —— *Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Schmetterlinge. V. Die Solenobia-Intersexe und die Deutungen des Phänomens der Intersexualität.* Revue suisse de Zool., T. 44 (dieses Heft), S. 283-307.

1934. Umbach, W. *Entwicklung und Bau des Komplexauges der Mehlmotte Ephestia kühniella Zeller nebst einigen Bemerkungen über die Entstehung der optischen Ganglien.* Z. f. Morph. Ökol. Tiere, 28, 561.

1903. Zander, E. *Beiträge zur Morphologie der männlichen Genitalanhänge bei Lepidopteren.* Z. wiss. Zool., 74, 557.

Tome 44, nº 17. — Juillet 1937.

Mitgeteilt an der Generalversammlung der Schweizerischen Zoologischen Gesellschaft, in Zürich, den 3. und 4. April 1937.

Über die Keimdrüse und ihre Ausführwege bei den intersexen F_1-Puppen von *Solenobia triquetrella*.

(Vorläufige Mitteilung)

von

Rose BEYER

(Aus dem anatomisch-physiologischen Institut der E.T.H. Zürich.)

Mit 7 Textabbildungen.

I. Einleitung.

In dieser Mitteilung soll kurz berichtet werden über die Keimdrüse und die Ausführwege der F_1-Puppen, die, so viel wir heute wissen (vergl. Seiler, 1929), alle triploid sind. Sie stammen aus den Kreuzungen der parthenogenetischen ♀♀ mit den bisexuellen ♂♂. Es sind dieselben Tiere, die schon von Keil (1935 und 1936) in ihrer äusseren Morphologie untersucht wurden. Die Tiere wurden in 8 μ dicke Schnitte zerlegt und die Keimdrüse nach Betrachtung, die Ausführwege vermittels Rekonstruktionszeichnungen nach einer Abwandlung der His'schen Methode (vergl. Romeis, 1932, S. 250) protokolliert. Abbildung 1-4 dieser Mitteilung sind solche Rekonstruktionszeichnungen, die eine Ansicht der Ausführwege von der Dorsalseite her geben, und die nur insofern schematisch sind, als die Histologie der Organe in Strichmanier angedeutet ist.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Seiler, möchte ich für die Überlassung des Themas und seines wertvollen Materials sowie für seine stetige Förderung meiner Arbeit herzlich danken.

II. Keimdrüse.

Es wurden die Keimdrüsen von 235 Tieren untersucht. Eine beträchtliche Anzahl von F_1-Puppen konnte nur nach ihrem Äusseren nicht von den normalen, parthenogenetischen ♀♀ unterschieden werden (vergl. Keil, 1936, S. 250), und es war fraglich, ob sie überhaupt aus einem befruchteten Ei entstanden, also triploid sind. Die Keimdrüsen dieser Tiere aber zeigen eine Reihe sehr charakteristischer topographischer und anderer Merkmale, die bei den Keimdrüsen der parthenogenetischen ♀♀ nicht vorhanden sind.

Im Vergleich mit den normalen ♀♀ ist bei den F_1-Tieren im Durchschnitt mehr degenerierendes, ungeordnetes Material vorhanden, das meistens proximal, in den blinden Enden, manchmal aber auch zwischen normalen Eikammern liegt. Die blinden Enden der Eiröhren können durch Anhäufung von solchem Material eine aufgeblasene Form annehmen. Im allgemeinen haben auch bei den Intersexen die Eier den Entwicklungsgrad der gleichaltrigen Eier der normalen ♀♀ erreicht. Manchmal hinken aber bei den F_1-Puppen die am blinden Ende gelegenen Eier eines Faches um ein Beträchtliches im Entwicklungsgrad nach. Die Anzahl der Keimfächer und ihre Füllung kann reduziert sein. Oft ist die regelmässige Anordnung der Eier gestört. Meistens sind mehrere dieser Abänderungen an der Keimdrüse eines Tieres zu beobachten. Auf jeden Fall kann man die Tiere, die weder an der Puppenhülle noch an den Ausführwegen ihren Bastardcharakter verraten, an der Keimdrüse als Intersexe erkennen. Alle diese Feststellungen sind die Ergebnisse einer statistischen Bearbeitung des Materials, auf die ich hier nicht näher eingehen kann.

82 Tiere (= 35%) gehören diesem eben beschriebenen Typus an. Sie enthalten also nur weibliches Material, aber mit den charakteristischen Abänderungen. 118 Tiere (= 50%) enthalten Keimzellenmaterial der beiden Geschlechter, und 35 Tiere (= 15%) haben Keimdrüsen mit nur männlichen Keimzellen. Die oben angeführten Unterscheidungsmerkmale treffen auch für die gemischten Fächer mit männlichen und weiblichen Keimzellen zu. Auch bei den Tieren mit nur männlichen Keimzellen kann die Anzahl der Fächer und deren Füllung reduziert sein.

Die 138 Tiere mit Keimzellen der beiden Geschlechter haben rd. 650 Fächer. Davon sind 125 gemischt, die übrigen rd. 525 rein

männlich oder weiblich. Von den 125 gemischten Fächern enthalten nur 34 normale Eikammern. Das männliche Material liegt in diesen s t e t s proximal, am blinden Ende des Keimfaches, und die Eikammern liegen gegen den Ausführgang zu, woraus man entnehmen kann, dass zuerst Eier und dann Samenzellen gebildet werden, wie SEILER schon 1929 festgestellt hat. Diese 34 Fächer können in ihrer Anordnung der Keimzellen einen Drehpunkt demonstrieren. 81 der gemischten Fächer sind fast reine Männchenfächer. Sie enthalten nur vereinzelte Nährzellen und Eizysten (vergl. SEILER, 1929).

Wie SEILER schon hervorhob (vergl. dieses Heft, S. 298 u. 304), spielt die Frage, ob nach Beginn der Samenzellenbildung Eimaterial abgebaut wird, eine grosse Rolle. Während aller Stadien der Puppenzeit habe ich keinen Abbau ganzer, geordneter Eikammern feststellen können. Zwar nimmt im Durchschnitt mit zunehmendem Puppenalter die Menge des ungeordneten Materiales in den blinden Enden der Eiröhren ab; aber das ist auch bei den normalen ♀♀ der Fall. Ob dieser Abbau durch Phagozytose geschieht, scheint mir sehr fraglich. Wenigstens habe ich eine solche nie einwandfrei feststellen können.

Um die Keimdrüse mit anderen Organen vergleichen zu können, habe ich ihre Fächer in Klassen zunehmender Intersexualität geordnet. Bei dieser Einteilung habe ich mich auf die von SEILER (in diesem Heft) beschriebene Tatsache gestützt, dass die Keimdrüse ihre Entwicklung weiblich beginnt und männlich beendet, wie auch die in dieser Arbeit beschriebenen gemischten Fächer zeigen. 0 sind die normal vollen, weiblichen Fächer, 8 die normal gefüllten, männlichen Fächer. Die Klassenwerte dazwischen sind die Summe aus: fehlendes weibliches plus vorhandenes männliches Keimzellenmaterial.

III. AUSFÜHRWEGE.

Die Ausführwege des normalen ♀ bestehen aus folgenden Organen (vergl. Abb. 1): der p r o x i m a l e Teil hat jederseits 4 Eiröhrenstiele, die sich in den paarigen Teil des Oviductus fortsetzen. Dieser proximale Teil entsteht aus dem Mesoderm und wird schon im Embryo und zwar von der Keimdrüse her angelegt (LAUTENSCHLAGER, 1932). Daran schliesst sich der d i s t a l e Teil, zunächst der unpaare

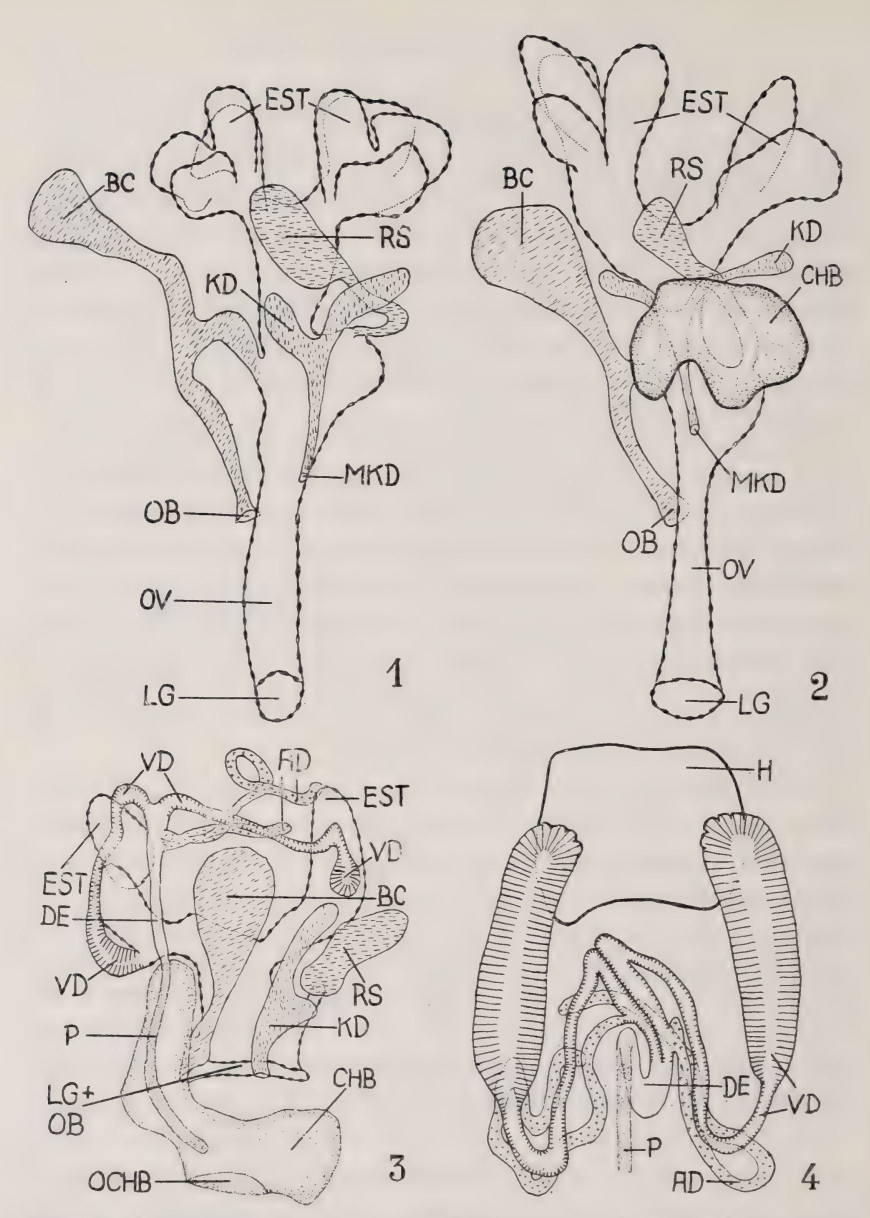


Abb. 1. Ausführwege eines normalen Weibchens. — Abb. 2. Ausführwege eines F_1-Tieres (Klasse III). — Abb. 3. Ausführwege eines F_1-Tieres (Klasse IV). — Abb. 4. Ausführwege eines normalen Männchens. Vom Penis ist nur das obere Viertel gezeichnet.

In Abb. 1-4 bedeutet: AD = Anhangsdrüse, BC = Bursa copulatrix, CHB = chitinisierte Blase, DE = Ductus ejaculatorius, EST = Eiröhrenstiel, H = Hoden, KD = Kittdrüse, LG = Legeöffnung, LG + OB = « larvale » Lage des Ostium bursae und der Legeöffnung, MKD = Mündung der Kittdrüse in den Oviductus, OB = Ostium bursae, OCHB = Öffnung der chitinisierten Blase im 9. Segment, OV = Oviductus, P = Penis, RS = Receptaculum seminis, VD = Vas deferens. In Abb. 1-4 sind gleiche Organe mit der gleichen Strichmanier gezeichnet.

Oviductus. In ihn mündet von rechts das Receptaculum seminis, von links die Bursa copulatrix. Der Gang von der Bursa zum Oviductus gibt einen anderen Gang ab, der im 8. Segment als Ostium bursae mündet, während der Oviductus im 9. Segment als Legeöffnung endet. Von dorsal her mündet die paarige Kittdrüse in den letzten Abschnitt des Oviductus. Dieser distale Teil entsteht aus der Hypodermis: der vordere mit Receptaculum und Bursa aus Imaginalscheiben des 8. Segmentes und der hintere Teil mit der Kittdrüse aus Imaginalscheiben des 9. Segmentes, wie es für *Lymantria* von Du Bois beschrieben (1931), und wie es auch für *Solenobia* bestätigt wurde. Im Augenblick der Verpuppung sind diese Imaginalscheiben so nah aneinander gerückt, dass sie gemeinsam münden. In der jungen Puppe trennen sie sich wieder, indem die Öffnung des 9. Segmentes wieder nach hinten wandert und zur Legeöffnung wird. Erst in der späten Raupe, kurz vor der Verpuppung, verbindet sich der proximale mit dem distalen Teil der Ausführwege.

Die männlichen Ausführwege (vergl. Abb. 4) bestehen aus einem proximalen, paarigen, von der Keimdrüse her angelegten Teil, den beiden Vasa deferentia, die in ihrem ersten Abschnitt ein charakteristisches, hohes Zylinderepithel haben. Kurz vor ihrer Vereinigung münden von rechts und links die Anhangsdrüsen. Es schliesst sich der distale, unpaare, wahrscheinlich vom Ektoderm angelegte Ductus ejaculatorius an. Er geht in den chitinisierten Penis über. Es entstehen der Penis, wahrscheinlich auch der Ductus ejaculatorius und — nur der Vollständigkeit halber zu erwähnen — auch die Valven aus dem schon embryonal angelegten Herold'schen Organ, einer taschenförmigen Imaginalscheibeneinstülpung, deren Öffnung im 9. Segment liegt und die nach Du Bois (1931) schon bei der eben geschlüpften Raupe zu erkennen ist.

Die Ausführwege der Intersexen zeigen nun alle Übergänge vom rein weiblichen Typus bis zum beinah männlichen Zustand. Sie liessen sich in 8 Klassen einteilen, die, wie bei der Keimdrüse, vom ♀ zum ♂ gezählt wurden. Dieser Einteilung kommt nur, wie es sich bei den Resultaten zeigen wird, rein beschreibende Bedeutung zu, und es soll damit nichts über die Entstehung der Intersexen ausgesagt werden.

Kl. 0. 64 rein weibliche Tiere (Abb. 1).

Kl. I. 96 Tiere. Der distale Teil war rein weiblich. Der proximale aber zeigte Einsprengsel von männlichem Zylinderepithel (Vas deferens-Epithel) im weiblichen Plattenepithel der Eiröhrenstiele und des paarigen Oviductus.

Kl. II. Die 9 Tiere dieser Klasse sind wie die Tiere der Klasse 0 oder I im proximalen Teil. Charakterisiert sind sie durch Lageanomalien im distalen Teil, z.B. Verdoppelung, Nichtzusammenwachsen getrennt angelegter Teile, Trennen zusammen angelegter Teile.

Kl. III. Wie Klasse I oder II. Alle 11 Tiere dieser Klasse enthalten stets eine chitinisierte Blase, die irgendwo im Abdomen liegen kann (Abb. 2). Sie ist auch für Klasse IV charakteristisch. Wenn sie sich nach aussen öffnet, dann liegt ihre Öffnung immer im 9. Segment. Ihre ektodermale Herkunft verrät sie durch das in ihrem Inneren stets vorhande Puppenchitin. Manchmal ist in ihrem Inneren ein Penis vorhanden. In Klasse IV sitzt ihr immer ein Ductus ejaculatorius auf. Alle diese Tatsachen berechtigen zur Annahme, dass sie ein nicht normal differenziertes Herold'sches Organ ist. 2 der 11 Tiere haben einen Penis.

Kl. IV. Wie Klasse III, aber stets mit einem Ductus ejaculatorius. Von den 30 Tieren dieser Klasse haben 22 einen Penis (Abb. 3).

In Klasse III und IV tritt noch eine andere Lageanomalie auf. Die distalen weiblichen Organe liegen „larval", nämlich so wie ihre Imaginalscheiben im Vorpuppenstadium. Die Öffnung der Imaginalscheibe des 8. Segmentes (später Ostium bursae) und des 9. Segmentes (später Legeöffnung) münden gemeinsam (Abb. 3).

Die folgenden Klassen haben im distalen Teil nur noch männliche Ausführwege.

Kl. V. Die 9 Tiere dieser Klasse haben meist noch weibliches Epithel im proximalen Teil. Für sie sind wieder die Lageanomalien, wie sie für Klasse II beschrieben wurden, charakteristisch.

Kl. VI. Die 9 Tiere dieser Klasse sind rein männlich, haben jedoch weibliches Epithel im proximalen Teil der Ausführwege.

Kl. VII. Rein männlich, enthält nur ein eingetrocknetes Tier, dessen Beurteilung unsicher ist.

Die Ausführwege der F_1-Puppen lassen sich also kurz so charakterisieren: Am weiblichen Ende des Intersexualitätsbereiches stehen

rein weibliche Tiere (Klasse 0). Dann folgen Tiere, die im proximalen Teil auch männliches Epithel haben (Klasse I und II). In der Mitte stehen Tiere, die im distalen Teil den vollständigen Satz der weiblichen Organe und ein mehr oder weniger differenziertes Herold'sches Organ haben (Klasse III und IV). Die folgenden Tiere haben distal nur männliche Ausführwege, proximal aber weibliches zwischen männlichem Epithel (Klasse V und VI). Für die d i s t a l e n Teile der Ausführwege ist also folgendes chrakteristisch: Wenn überhaupt weibliche Organe angelegt werden, so werden immer a l l e gebildet und abgesehen von den auf S. 324 genannten Ausnahmen der „larvalen" Situation in Klasse III und IV, auch immer histologisch ausdifferenziert. Ein Nachhinken der Zellen in ihrem Alter habe ich nicht beobachten können. Wenn die weiblichen Organe nicht vorhanden sind, wird immer ein Herold'sches Organ gebildet. Dieses kann aber auch dann vorhanden sein, wenn ausserdem noch der vollständige Satz der weiblichen Organe ausgebildet wurde. Dann ist es aber gelegentlich nicht normal ausdifferenziert, indem die aus seiner Wand entstehenden Valven und der Penis nicht vorhanden sind. Einen allmählichen Umbau der Organe des einen Geschlechtes in die des anderen gibt es also nicht. Sind die beiden Organsysteme homolog, dann sollte man nach dem Zeitgesetz einen solchen Umbau erwarten. Sind sie nicht homolog, dann kann das gleichzeitige Vorhandensein der Organe der beiden Geschlechter nur unter der willkürlichen Annahme einer früheren Determination der weiblichen Organe in bezug auf eine spätere Determination des Heroldschen Organs mit dem Zeitgesetz erklärt werden. Der p r o x i m a l e Teil der Ausführwege hat bei vielen, fast weiblich aussehenden Tieren Einsprengsel von männlichem Epithel, andererseits bei den männlichsten Tieren Einsprengsel von weiblichem Epithel. Nach dem Zeitgesetz müsste er aber an einem der beiden Enden des Intersexualitätsbereiches reingeschlechtlich sein. Demnach stimmt das Verhalten des proximalen Teiles nicht mit den Forderungen des Zeitgesetzes überein.

IV. Korrelationen.

_ Interessant ist nun, wie die verschiedenen Organe oder Organsysteme sich im einzelnen Tier verhalten. Dazu wurden einzelne Vergleiche angestellt und in den Abb. 5-7 dargestellt. Auf der

Abszisse wurden die einzelnen Tiere aufgetragen, auf jeder dazugehörigen Ordinate die Intersexualitätsklassenwerte der verglichenen Organe. Die Klassenwerte der gleichen Organe der ver-

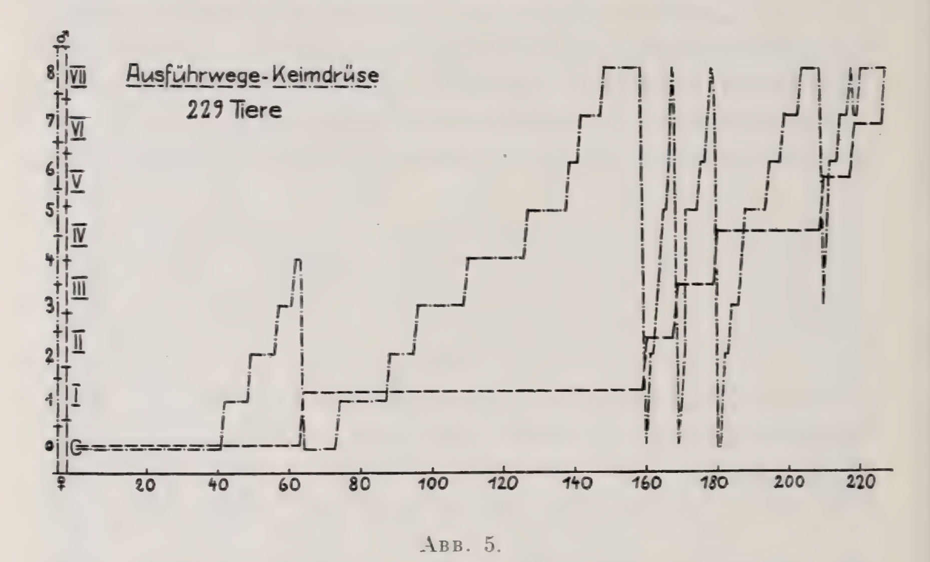


Abb. 5.

schiedenen Tiere wurden mit Linien verbunden und zwar in allen Abbildungen die Keimdrüse mit —·—·—·—, die Ausführwege mit — — — — und das 3. Bein mit ————.

Keimdrüse-Ausführwege. Man sieht, dass die Keimdrüse im Durchschnitt den Ausführwegen in der Intersexualität vorauseilt. Nach Seiler kann eine Umdeterminierung der weiblichen Keimzellen zu männlichen nur so lang erfolgen, als die Oogonien noch nicht in Ei- und Nährzellen differenziert sind. In der halberwachsenen Raupe sind aber kaum noch Oogonien vorhanden (vergl. Seiler, 1929, S. 547, Abb. 4). Jedoch ist die Oogenese von *Solenobia* noch an zeitlich genau fixiertem Material in den Einzelheiten zu studieren. Es könnte also bis in die mittlere Raupe hinein eine Umdeterminierung der Keimzellen stattfinden. Die Anlage der distalen weiblichen Ausführwege sind schon beim Schlüpfen der Raupe aus dem Ei geschlechtsdimorph (Du Bois, 1931) und nach der Vorstellung Goldschmidts determiniert. Nach dem Zeitgesetz müsste also die Keimdrüse früher intersex werden als die Ausführwege, und das ist tatsächlich der Fall. Allerdings sind die individuellen Schwankungen sehr gross. So sind

bei der Abszissenzahl 60, in Abb. 5, 2 Tiere mit rein weiblichen Ausführwegen, aber 50% intersexer Keimdrüse. Bei der Abszissen-

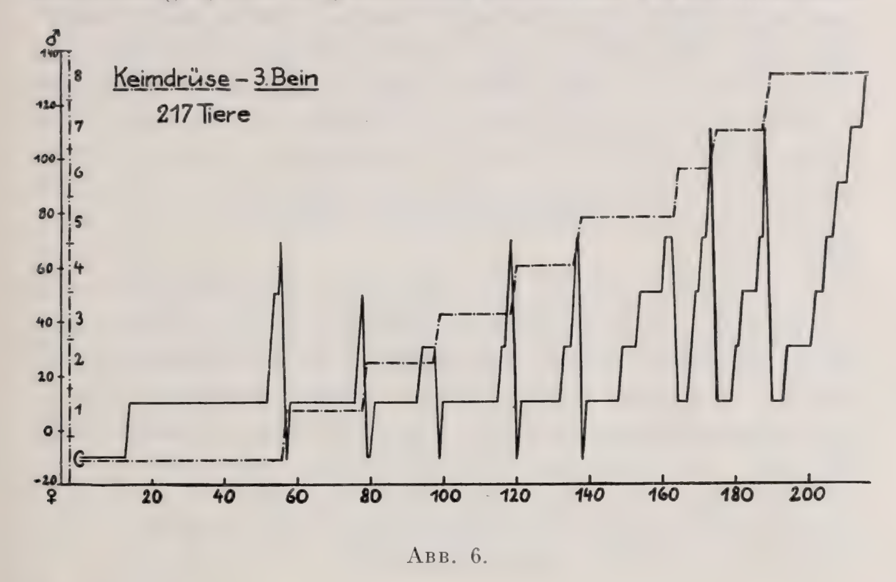


ABB. 6.

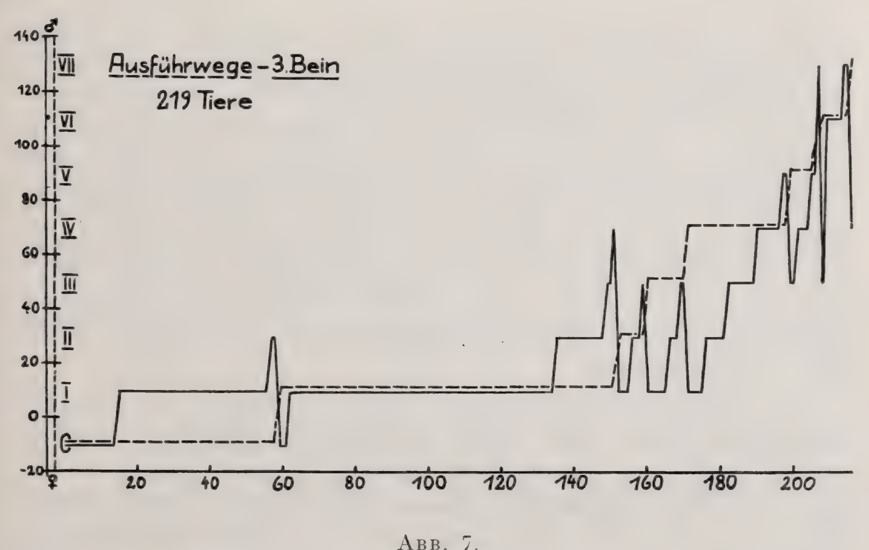


ABB. 7.

zahl 180 sind zwei Tiere mit dem schwächsten intersexen Keimdrüsentypus, aber mit einem Heroldschen Organ mit Penis und Ductus ejaculatorius.

Ausführwege-3. Bein. Da die Tiere der KEIL'schen Arbeit untersucht wurden, standen zum Vergleich auch Merkmale der Puppenhülle zur Verfügung. Es wurde das 3. Bein gewählt. Nach den Überlegungen von SEILER (1936, S. 373) muss die Determination der Puppenscheidenlänge der Beine bei *Solenobia* in der Raupe sein. BODENSTEIN (1935) stellte an *Vanessa* fest, dass sie im 3. Raupenstadium bereits stattgefunden hat; ob die Ausführwege oder das 3. Bein eher determiniert werden, lässt sich schwer sagen. Ihr durchschnittliches Verhalten ist fast gleich (Abb. 6).

Keimdrüse-3. Bein. Nach dem oben gesagten ist wohl anzunehmen, dass das 3. Bein ungefähr gleichzeitig mit den Keimzellen determiniert wird. Sie sollten also nach dem Zeitgesetz ungefähr gleichzeitig intersex werden. Betrachtet man in Abb. 7 das durchschnittliche Verhalten, dann hinkt das 3. Bein beträchtlich nach. Auch hier sind die Schwankungen sehr gross.

ZUSAMMENFASSUNG.

Die Keimdrüse der Intersexen zeigt alle Übergänge vom fast rein weiblichen bis zum rein männlichen Zustand. Auch die Keimdrüsen der äusserlich rein weiblich aussehenden Tiere unterscheiden sich in mehreren charakteristischen Merkmalen von denen der normalen ♀♀. Es sind zwar viele gemischte Gonaden mit männlichen und weiblichen Keimzellen vorhanden, aber wenig gemischte Fächer. Dort, wo in den gemischten Fächern normale Eikammern sind, liegen diese immer distal, die Samenzellen immer proximal. So können diese gemischten Fächer einen Drehpunkt demonstrieren.

Die Ausführwege der Intersexe sind rein weiblich bis fast rein männlich. In der Mitte stehen Tiere, die im distalen Teil alle weiblichen Organe histologisch differenziert und ausserdem ein mehr oder weniger differenziertes Herold'sches Organ haben. Ihnen folgen nach der weiblichen und der männlichen Seite hin Tiere, die distal nur die Organe des einen Geschlechtes, proximal aber Epitheleinsprengsel des anderen Geschlechtes haben.

Da unser Wissen über den Zeitpunkt der Determination sehr unsicher ist, besagt eine Erfüllung der Bedingungen des Zeitgesetzes

(Vergleich Ausführwege-3. Bein) oder ein Wiederspruch mit diesen (Vergleich Keimdrüse-3. Bein) nicht viel über dessen Gültigkeit.

Das Aussehen der distalen Teile der Ausführwege kann wohl kaum mit dem Zeitgesetz erklärt werden. Das Verhalten der proximalen Teile spricht gegen das Zeitgesetz.

BENUTZTE LITERATUR

1935. Bodenstein, D. *Beintransplantationen an Lepidopterenraupen III.* Roux' Arch. f. Entw., 133.

1931. Du Bois, A.-M. *Morphologische Untersuchungen über die Entwicklung der intersexuellen Weibchen von Lymantria dispar.* Roux' Arch. f. Entw., 124.

1931. Goldschmidt, R. *Die sexuellen Zwischenstufen.* Verlag Springer, Berlin.

1935. Keil, I. *Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Schmetterlinge.* II. *Die äussere Morphologie der F_1-Puppen* (vorläufige Mitteilung). Revue suisse de Zool., 42.

1936. —— *Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer mit zweigeschlechtlichen Schmetterlingen.* II. *Die äussere Morphologie der F_1-Puppen aus den Solenobia triquetrella-Kreuzungen.* Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb., 72.

1932. Lautenschlager, F. *Die Embryonalentwicklung der weiblichen Keimdrüse bei der Psychide Solenobia triquetrella.* Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. d. Tiere, 56.

1932. Romeis. *Taschenbuch der mikroskopischen Technik.* 13. Aufl. Verlag Oldenbourg, München.

1929. Seiler, J. *Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Schmetterlinge.* I. *Die Keimdrüse der intersexen F_1-Raupen.* Roux' Arch. f. Entw., 119.

1936. —— *Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Schmetterlinge.* IV. *Entwicklungsmechanische Bemerkungen über die intersexen F_1-Puppen aus den Solenobia triquetrella-Kreuzungen.* Zeitschr. f. indukt. Abst. u. Vererb., 72.

1937. —— *Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Schmetterlinge.* V. *Die Solenobia-Intersexe und die Deutungen des Phänomens der Intersexualität.* Revue Suisse de Zool., T. 44 (dieses Heft), S. 283-307.

Tome 44, nº 18. — Juillet 1937.

Mitgeteilt an der Generalversammlung der Schweizerischen Zoologischen Gesellschaft, in Zürich, den 3. und 4. April 1937.

Entwicklungsphysiologische Analyse der Intersexualität [1]

von

F. BALTZER

Mit 1 Textfigur.

Bei getrenntgeschlechtigen und gleichzeitig geschlechtsdimorphen Formen treten als Abnormitäten Intersexe auf, für die folgendes gilt: Sie besitzen in ihrem Bau ein Mosaik weiblicher, männlicher oder intermediärer Organe. Trotzdem aber haben sie (zum Unterschied von den Gynandromorphen) in allen Zellen den gleichen Chromosomenbestand und die gleiche genetische Konstitution. Diese Formulierung entspricht in ihren beiden Punkten der bekannten Goldschmidt'schen Definition. Den dritten Punkt Goldschmidts lassen wir dahingestellt. Nach seiner Auffassung hat sich das intersexuelle Individuum „nur bis zu einem bestimmten Augenblick mit seinem eigentlichen (genetischen) Geschlecht entwickelt, von diesem Augenblick, dem Drehpunkt, an aber seine Entwicklung mit dem andern (konträren) Geschlecht vollendet" (1931, 1, S. 12).

Naturgemäss tritt die Intersexualität um so deutlicher hervor, je zahlreichere Geschlechtsunterschiede ausser in den Gonaden

[1] Das Thema der Intersexualität war als Hauptthema für die Zürcher Versammlung der Schweizerischen Zoologischen Gesellschaft aufgestellt worden und wurde in 4 Vorträgen behandelt: von J. Seiler, von Beyer und Nüesch (Seilers Mitarbeitern) und von Baltzer. Die in Zürich anschliessende Diskussion ist der vorliegenden Arbeit in hohem Mass zugute gekommen. Vor allem gab sie dem Verfasser Gelegenheit, das umfangreiche Material der *Solenobia*-Intersexe genauer kennen zu lernen und mit den Erforschern dieser intersexuellen Form eingehend zu erörtern. So sind manche Teile dieser Arbeit die Frucht der gemeinsamen Erörterung.

auch im Soma vorhanden sind. Es werden im folgenden fünf Formen genauer betrachtet: *Bonellia*, *Lymantria*, *Drosophila*, *Solenobia* und die *Amphibien*. Sie sind in verschiedenem Grade geschlechtsdimorph, am stärksten *Bonellia* und *Solenobia*. Über letztere Form wird von SEILER, NÜESCH und BEYER im vorliegenden Heft ausführlicher berichtet.

Das Ziel der Arbeit ist, einen Überblick über die verschiedenen in der Intersexualität durcheinanderlaufenden Erscheinungen zu geben. Der Chromosomenbestand — dies sei vorausgeschickt — ist bei den Intersexen der fünf genannten Formen von verschiedenem Typus: bei den *Lymantria-*, *Bonellia*-Intersexen und bei den Amphibien-Zwittern diploid, bei den *Solenobia-* und *Drosophila*-Intersexen triploid.

I. Topographische Faktoren in der Entwicklung des intersexuellen Mosaiks.

Bei entwicklungsphysiologischen Prozessen spielen ganz allgemein topographisch bedingte Induktionen eine grosse Rolle. So ist zu erwarten, dass sie auch bei der Geschlechtsdifferenzierung zu finden sind, eine Ansicht, die vor allem WITSCHI in seiner Induktor-Theorie vertritt.

Als erstes Beispiel diene *Bonellia* (näheres siehe BALTZER 1937, 1). Die *Bonellia*-Larve entwickelt sich bei Freileben fast immer weiblich. Wenn dagegen die Larve 4 Tage — dies ist die normale Zeit — am Rüssel eines Weibchens parasitiert, wird sie ausnahmslos und vollständig männlich. Wenn der Parasitismus statt der normalen 4 Tage nur 4-8 Stunden dauert und die Larven dann freilebend weitergezüchtet werden, entwickeln sich in zahlreichen Fällen (rund 20 %) Intersexe. Die Larven nehmen während ihres Parasitismus vermännlichenden Stoff aus dem Rüssel auf. Im Versuch mit abgekürzter Rüsselzeit ist diese Stoffaufnahme abgeschwächt. Aus diesem Grunde verläuft die Entwicklung weder rein männlich noch rein weiblich.

Der topographische Faktor, von dem das intersexuelle Mosaik in hohem Grade abhängt, ist folgender: die Aufnahme des vermännlichenden Stoffes geschieht nicht gleichmässig durch die ganze Körperoberfläche, sondern nur durch die Haftfläche im vorderen Bereich der Bauchseite. Infolge dessen werden vorab die

Organanlagen in diesem Bereich vermännlicht; die Organanlagen des Hinterkörpers aber, die von dem vermännlichenden Faktor gar nicht oder schwächer oder langsamer erreicht werden, unterstehen dem gleichzeitig wirkenden weiblichen Faktor.

Auch bei einheitlichem Eimaterial und weitgehend gleicher kurzer Rüsselzeit entstehen Intersexe sehr verschiedenen Grades. Die einen sind fast rein weiblich, andere fast rein männlich, andere halten die Mitte (Zurbuchen 1937, Baltzer 1937, 1). In welchem Grade hier genetische Verschiedenheiten eine Rolle spielen können, bleibe unerörtert.

In den Figuren 1 A-H sind eine Reihe von Intersextypen wiedergegeben. Man vergleiche für die einzelnen Figuren die Figurenerklärung (S. 334, 335).

Als zweites Beispiel für topographisch bedingte Geschlechtsdifferenzierung mögen die Amphibien dienen, wobei wir Witschi (1932, 1934) folgen.

Bei dieser Tiergruppe besitzt die Gonade zwei entgegengesetzt wirkende Induktionsbereiche: einen Rindenbereich, die Cortex, und und einen zentralen Bereich, die Medulla. Die Urgeschlechtszellen, die in der Cortex bleiben (wo sie zu Beginn der Entwicklung sind), werden weiblich; diejenigen aber, die in die Medulla einwandern, werden männlich. „Cortex and medulla play the rôle of inductors of female and male sex differentiation" (Witschi, 1932, S. 179). Diesen entgegengesetzten Induktionswirkungen unterliegen nicht nur die (an sich indifferenten) Urgeschlechtszellen, sondern auch die Nachbarorgane der Gonade, die Geschlechtsgänge und Anhangsdrüsen. „Cortex and medulla effect their inductions through the production of specific substances, spreading through the tissues with a falling gradient of concentration" (ib., S. 186). Besonders deutlich ist dies bei den asymmetrischen Zwittern zu sehen (cf. Witschi 1925, S. 160; 1934, S. 487).

Auch für die Frage der Hemmungen, die weiter unten erörtert wird, sind die Versuche an Amphibien von Interesse: Konkurrenzierende männliche und weibliche Induktionen können die Geschlechtsdifferenzierung aufheben; so in den Zwillingsexperimenten mit *Triturus*, einer amerikanischen Molchart.

Goldschmidt hat versucht, das topographische Erklärungsprinzip (sekundäre Bestimmung der Geschlechtszellen durch Cortex und Medulla) auch auf die Schmetterlinge anzuwenden, vor allem

auf die Entwicklung der Gonaden (cf. 1931, 2, S. 647), ausserdem auf diejenige der Flügel (cf. 1931, 1, S. 70).

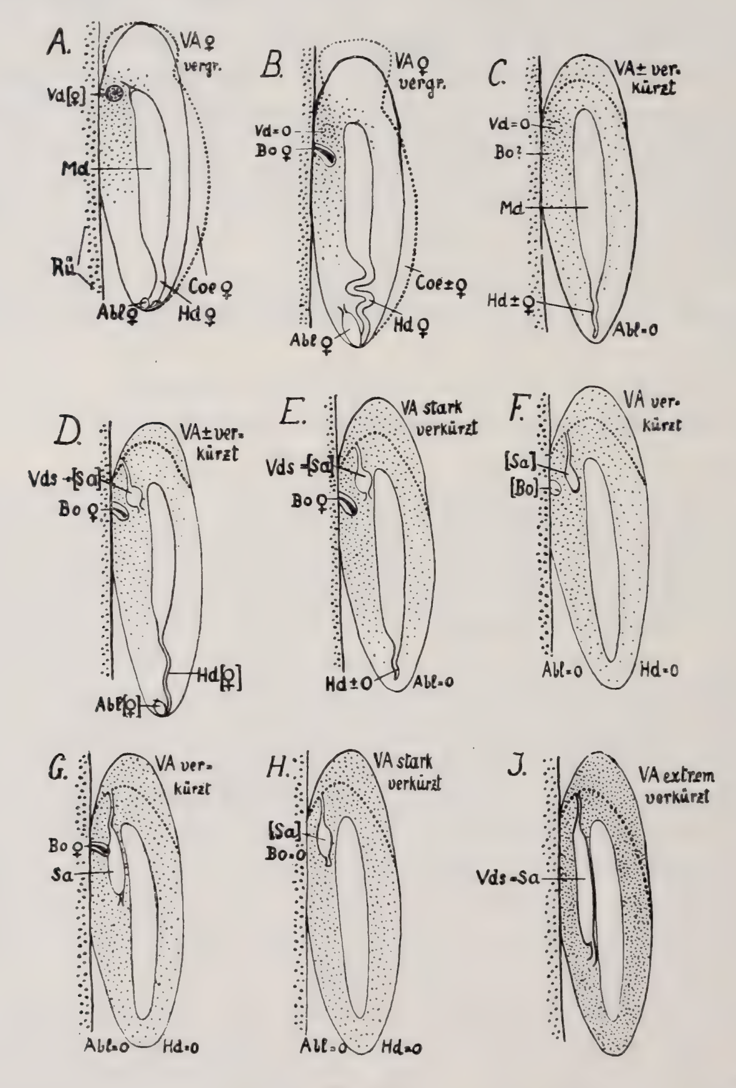


Fig. 1.

Halbschematische Darstellung der verschiedenen Intersextypen bei *Bonellia viridis* in Versuchen mit abgekürztem Rüsselparasitismus.

(Nach Baltzer 1931, 1, Fig. 2.)

Die Figuren stellen Sagittalschnitte dar. Es ist in sie eingezeichnet:
Als senkrechte Linie (links) die Rüsselfläche, an der die Larve parasitiert.
In ausgezogenem Umriss der Körper der indifferenten Larve und die Haftfläche am Rüssel während des Parasitierens.

II. Einsinnig reagierende und alternativ reagierende Organanlagen.

Es gibt Organanlagen mit einsinniger und solche mit alternativer Geschlechtsentwicklung. Die einsinnigen Organe entwickeln sich nur in einer Richtung, entweder überhaupt nur im einen Geschlecht, oder bei den beiden Geschlechtern in gleichem Sinn, aber mit quantitativer Abstufung (quantitativer Geschlechtsdimorphismus). Die alternativen Organanlagen dagegen schlagen in den beiden Geschlechtern eine qualitativ verschiedene Richtung ein (qualitativer Geschlechtsdimorphismus).

Beispiele:

a) *Bonellia.* — Organe mit einsinniger Entwicklung sind bei *Bonellia viridis* die Borsten, der Hinterdarm, die Analblasen. Sie

---

Als punktierte Linie der Umriss (besonders des Vorderabschnitts) der nach der Ablösung vom Rüssel intersexuell weiter entwickelten Larve. In diesem Umriss ist das intersexuelle Organmosaik eingetragen.

Als punktierte Fläche endlich ist mit verschiedener Punktdichte die für die verschiedenen Körperbezirke angenommene verschieden starke männliche Tendenz angegeben.

Abkürzungen: *Abl* = Analblasen, in jungem Stadium bläschenförmig, später vergrössert und mit Trichter. Nur im weiblichen Geschlecht.
Bo = Borsten im Borstensack, nur im weiblichen Geschlecht ausgebildet. [Bo] bedeutet gehemmte Borsten- oder Borstensack-Entwicklung.
Coe = Coelom, beim Weibchen erweitert.
Hd = Hinterdarm, nur im weiblichen Geschlecht.
Md = Mitteldarm, in beiden Geschlechtern nahezu gleich entwickelt.
Rü = Rüssel, an dem die Larve parasitiert.
Sa = Samenschlauch. Vds → Sa bedeutet Umbildung der indifferenten Vorderdarm-Samenschlauchanlage [Vd] in männlicher Richtung. [Sa] = gehemmter Samenschlauch.
VA = Vorderabschnitt, ursprünglich (in der indifferenten Larve) durch den Prototroch gegen den Rumpf abgegrenzt. Die Verkürzung des Vorderabschnitts ist ein Mass für den Vermännlichungsgrad: je kürzer, desto stärker männlich.
♀ bedeutet deutlich weibliche, [♀] gehemmt weibliche, O unterdrückt weibliche Entwicklung.

A. — *Jüngerer, stark weiblicher Intersex* (gehemmtes Weibchen). Die Hemmung der weiblichen Weiterentwicklung der Vorderdarmanlage ist die erste Stufe des männlichen Einschlags.

B. — *Aelterer, stark weiblicher Intersex* (gehemmtes Weibchen). Vorderdarm fehlt.

C. — *Junger intersexueller Typus* mit verkürztem Vorderabschnitt und reduziertem Hinterdarm. Ob sich Borsten entwickeln werden, ist an dem jungen Tier noch nicht festzustellen.

D u. E. — *Aeltere, gemischt-intersexuelle Typen.* Der Samenschlauch ist deutlich, aber gehemmt.

F. — *Jüngerer, stark männlicher Intersex.* Einziges weibliches Organ sind Borstensäcke oder kleine Borsten.

G. — *Alter, stark männlicher Intersex.* Mit grossen Borsten und umfangreichem Samenschlauch.

H. — *Unternormales Männchen* ohne weiblichen Einschlag, jedoch auch ohne vollständige Männlichkeit. (Es gibt verschieden stark gehemmte Samenschläuche).

J. — *Normales Männchen* nach 4-tägigem Rüsselparasitismus und nachfolgendem Freileben.

entwickeln sich nur im weiblichen Geschlecht. Die Intersexualität drückt sich hier aus als Unterdrückung der Borsten und als Unterdrückung oder abgeschwächte Entwicklung des Hinterdarmes und der Analblasen (vergl. Fig. 1).

Eine Organanlage mit alternativer Entwicklung ist bei der gleichen Form wahrscheinlich das Vorderdarm-Samenschlauch-Material. Es wird bei weiblicher Entwicklung zu einem typischen Vorderdarmrohr, bei männlicher Entwicklung zu einem langen Samenschlauch mit Coelomtrichter und mit dünnem Ausführungsgang. An einem solchen Organ drückt sich die Intersexualität nicht nur durch Hemmungen, sondern auch durch die qualitative Mischung der beiden Geschlechtsrichtungen aus. Es kann ein gehemmter Samenschlauch Charaktere eines embryonalen Vorderdarmes enthalten.

b) *Solenobia.* — Bei dieser Form hat das Weibchen gegenüber dem Männchen eine reduzierte Organisation: kürzere Flügel, Fühler und Beine. Diese Organe gehören ganz oder in hohem Mass dem einsinnigen Typus an. Sie sind bei den Intersexen von intermediärer Länge. Dagegen gehören die Gonaden und möglicherweise auch Teile des Kopulationsapparates dem alternativen Typus an. Hier lässt sich z. B. an der zwittrigen Struktur der Gonaden die Wirkung beider Geschlechtstendenzen direkt nachweisen.

c) Bei *Lymantria* endlich gehört die Fühlerfiederung der einsinnigen Gruppe an. Die Intersexe haben oft intermediäre Fiederlänge. Der Kopulationsapparat aber ist überwiegend und die Gonaden sind ganz vom alternativen Typus.

Allgemeines: — In der Analyse der Intersexualität können die beiden Organgruppen nicht ohne weiteres gleich gewertet werden. Wenn sich Organe des alternativen Typus in den Intersexen intermediär entwickeln (d. h. gemischt weiblich-männlich werden), so macht dies sehr wahrscheinlich, dass die Faktoren beider Geschlechtsrichtungen zur Wirkung kommen, weil jeder Geschlechtsrichtung eine besondere Formbildung zugeordnet ist. Die einsinnigen Organe aber sind nicht so eindeutig. Wenn Organe von diesem Typus intermediär werden, so kann auch dies auf einer Wirkung beider Geschlechtsfaktoren beruhen; sie können sich kompensieren. Es kann aber

auch eine Abschwächung nur des einen Faktors das wesentliche gewesen sein, ohne dass der konträre Faktor wirksam wurde. Bei den einsinnigen Organen der *Solenobia* scheint eine Kompensation, bei manchen *Bonellia*-Organen eine einseitige Faktorenwirkung vorzuliegen.

III. Der Entwicklungsgrad intersexueller Organe.

1. *Gehemmte Entwicklung.*

Wir können entwicklungsphysiologisch noch eine weitere Unterscheidung machen. Man kann eine intersexuelle Organentwicklung dann als positiv bezeichnen, wenn gleichzeitig männliche und weibliche oder intermediäre Eigenschaften zustande kommen, als negativ dagegen, wenn nur Charaktere der einen Geschlechtsrichtung entwickelt werden, gleichzeitig aber auf einem unfertigen Zustand stehen bleiben. Auch wenn die Entwicklung eines Organs deutlich nach der einen Geschlechtsrichtung geht, wenn sich also das Organ deutlich nach der einen oder andern Richtung „entschieden" hat, bleibt seine Entwicklung sehr häufig unfertig. Diese Hemmungen sind bei den *Bonellia*-Intersexen äusserst typisch. Sie werden hier bei manchen Organen (Vorderabschnitt, Samenschlauch) in einwandfreier Weise durch die Abschwächung des vermännlichenden Rüsselfaktors erklärt. Der abgeschwächte männliche Faktor reicht nur mehr für eine verlangsamte und oft unvollständige Entwicklung aus (Baltzer 1937, 1; Zurbuchen 1937).

Aber auch bei den andern Intersexen sind Hemmungen sehr häufig. Bei *Drosophila*-Intersexen ist die Entwicklungsgeschwindigkeit um ein volles Viertel herabgesetzt. Die intersexen Fliegen schlüpfen (bei 27°) erst nach 250 Stunden aus statt nach normal 200 (Dobzhansky 1930, S. 131). Auch die Entwicklungsleistung ist vermindert: „Most of the intersexes have mixed or much reduced external genitalia and internally poorly developed ducts and rudimentary gonads" (Bridges 1932, S. 68). Ähnliches ist, wenn auch in geringerem Grade, für manche *Lymantria*-Intersexe beobachtet (cf. Du Bois 1931, S. 115). Ihre Gonaden erreichen als Ganzes nur das Stadium von Puppengonaden. Auch die Kopulationsapparate bleiben auf unfertigem oder teilweise unfertigem Zustand stehen *(Lymantria, Solenobia)*.

Eine Erklärung kann für die genetischen Intersexe wohl in ähnlicher Richtung gegeben werden wie für zahlreiche *Bonellia*-Organe. Keiner der beiden Geschlechtsfaktoren hat ein entschiedenes Übergewicht; vielmehr haben die Faktoren beider Geschlechtsrichtungen eine sich ungefähr ausgleichende Stärke. Diesem Fehlen des Übergewichts in der einen Richtung entspricht die unentschiedene und unvollständige Entwicklung.

2. *Ungehemmte Entwicklung.*

Es werden in den Intersexen mit vollem Ausbildungsgrad entwickelt: bei *Bonellia* die Borsten, bei *Lymantria* die Flügelschuppen, bei *Solenobia* die Fühlerschuppen (Nüesch). Alle drei genannten Organe haben eines gemeinsam: sie gehen nach dem Typus „alles oder nichts“ und schlagen rein nach der einen Geschlechtsrichtung. Die Borsten bei *Bonellia* sind rein weiblich, die Fühlerschuppen bei *Solenobia* wahrscheinlich rein männlich, die Flügelschuppen bei *Lymantria* rein männlich oder rein weiblich (oft dicht nebeneinander). Auch in einer zweiten Hinsicht haben alle drei Organe etwas gemeinsam: sie sind Produkte einzelner Zellen. Dies legt die Annahme nahe, dass die Einzelzelle bei der Formbildung auf die Geschlechtsfaktoren nur schwer intermediär antworten kann. Ob auch die Geschlechtszellen (natürlich nicht die Geschlechtsorgane als Ganzes) unter diesem Gesichtspunkt betrachtet werden können, ist vorerst nicht klar.

IV. Die Entwicklungsempfindlichkeit.

Nach den Erfahrungen einer Reihe von Autoren besteht zwischen den Wirkungen von Genstoffen, Induktionsstoffen und Hormonen eine gewisse Ähnlichkeit. Dies lässt gewisse Parallelen erwarten. In der Reaktion der Organe gegenüber Hormonen ist eine verschieden hohe Entwicklungsempfindlichkeit allgemein charakteristisch. Ein schönes Beispiel dieser Art hat neuerdings Etkin (1936) geliefert in der verschiedenen Reaktionsempfindlichkeit der Kaulquappen-Metamorphose gegenüber herabgesetzten Thyroxindosen. Die einzelnen Organe und auch die einzelnen Entwicklungsphasen reagieren verschieden leicht und schnell. Wenn diese verschiedene Reaktionsbereitschaft unter gewöhnlichen Verhältnissen nicht

wahrnehmbar ist, so liegt dies nur daran, dass bei normaler Metamorphose die Thyroxinmenge überdosiert ist.

Was hier gegenüber einem typischen Hormon festgestellt wurde, gilt im Fall der *Bonellia* sehr deutlich gegenüber einer abgeschwächten Rüsselinduktion. Sie vermännlicht die verschiedenen Organanlagen verschieden leicht, den Vorderabschnitt und das Vorderdarm-Samenschlauchmaterial leichter als die Borsten.

Wir können diese Erfahrung der abgestuften Empfindlichkeit auf die intersexuelle Entwicklung übertragen. Nehmen wir als Beispiel an, die eine Organanlage reagiere leichter auf die Faktoren des einen Geschlechts, eine andere Anlage aber leichter auf die Faktoren des anderen Geschlechts. Dann werden sich die beiden Organe in entgegengesetzter Geschlechtsrichtung entwickeln, sobald die beiden Faktorengruppen gleiche Stärke haben, und es entsteht ein Mosaik. Bei *Bonellia* ist dies der Fall (Borsten und Samenschlauch). Es ist möglich, dass auch bei *Lymantria* und *Solenobia* derartige Fälle vorliegen. Ausserdem: Wenn ein Organ während seiner eigenen Entwicklung die Empfindlichkeit ändert (wie die Kaulquappenorgane), so kann (bei geschlechtsdimorphen Fällen) rein entwicklungsphysiologisch eine Verschiebung der Geschlechtsrichtung, ein „Drehpunkt" zustande kommen, sobald die Faktoren der beiden Geschlechtsrichtungen einander an Stärke nahe kommen.

V. Die Variabilität der intersexuellen Mosaiks.

Eine erstaunlich grosse Variabilität muss als etwas ungemein charakteristisches für fast alle intersexuellen Typen bezeichnet werden. Sie reicht in vielen Fällen vom stark weiblichen bis zum fast männlichen Extrem und erstreckt sich auf alle Organe. Sie gilt auch — dies ist wesentlich — für Material mit gleichartiger oder mindestens sehr ähnlicher Chromosomenkonstitution. Bei *Solenobia* ist die intersexuelle Variabilität von Seiler, Keil und seinen gegenwärtigen Mitarbeitern für Organe aller Entwicklungsphasen an einem grossen Material von intersexen Zuchten festgestellt worden. Varianten im Chromosomenbestand können für diese Mannigfaltigkeit sehr wahrscheinlich nicht verantwortlich gemacht werden (Seiler 1935, Keil 1936).

Eine ähnlich breite Variabilität finden wir bei den *Drosophila*-Intersexen. Hier scheint bei allen Tieren der gleiche triploide

Chromosomenbestand vorhanden zu sein, „three of each autosome but only two x-chromosomes" (BRIDGES 1932, S. 69). Bei *Lymantria* ist die genetische Konstitution diploid und hat entweder die weibliche oder die männliche Grundformel. Aber auch hier sind innerhalb jeder Gruppe die intersexuellen Varianten zahlreich, wofür besonders die männlichen Intersexe KOSMINSKYS ein deutlicher Beweis sind (KOSMINSKY 1935). Bei *Bonellia* endlich reichen die Varianten innerhalb des gleichen Zuchtmaterials vom weiblichen bis zum männlichen Typus, auch dann, wenn die abgekürzte Rüsselzeit und die übrigen Umweltbedingungen möglichst gleichartig gehalten sind (vergl. BALTZER 1937, 1, S. 99; ZURBUCHEN 1937). Über die genetische Konstitution der *Bonellia* ist nichts bekannt.

Diese ganze auffallende Variabilität und ihre Ausdehnung auf alle Organe ist leicht zu erklären, wenn wir annehmen, dass die weiblichen und männlichen Geschlechtsfaktoren gleichzeitig in ungefähr gleicher Stärke wirksam sind, und wenn wir dieser Grundlage die Erfahrungen über die alternative Modifikabilität hinzufügen (vergl. KÜHN und HENKE 1929, S. 112 ff.). In diesem Fall kann auch bei sehr ähnlichen Faktorenstärken ein geringes Übergewicht des einen Faktors oder eine nur wenig grössere Reaktionsbereitschaft der Organanlage nach der einen oder andern Richtung die Entwicklung sehr stark nach der einen oder andern Seite ausschlagen lassen. Mit dieser Vorstellung steht gut im Einklang, dass gerade die mittleren Intersexualitätsgrade eine wesentlich grössere Variabilität haben als stärker weibliche oder stärker männliche Intersexe (*Solenobia* nach KEIL 1936 und SEILER 1936, S. 367).

Nach dem Zeitgesetz (vergl. das folgende Kapitel) sind gerade diese Variabilitätserscheinungen schwieriger zu verstehen.

VI. DIE GENETISCHE GRUNDLAGE DER INTERSEXUALITÄT.

Über die Ausgangssituation, die zur Intersexualität führt, besteht Einigkeit: Die intersexuelle Entwicklung beruht, wie GOLDSCHMIDT zuerst erklärt hat, auf einer Störung der Stärkeverhältnisse der Geschlechtsfaktoren oder Realisatoren, von denen die Entwicklung in männlicher oder weiblicher Richtung gelenkt wird. Bei *Lymantria* und den *Amphibien* kommt diese Störung durch eine diploide Kreuzung verschieden starker Rassen zustande

(GOLDSCHMIDT, WITSCHI). Bei *Drosophila* und *Solenobia* ist sie durch einen ungleich zusammengesetzten triploiden Chromosomenbestand gegeben (BRIDGES, SEILER). Bei *Bonellia* beruht sie vor allem auf der Abänderung eines Aussenfaktors (des vermännlichenden Rüsselparasitismus).

Wir formulieren, GOLDSCHMIDT folgend, die Situation für die Schmetterlinge *(Lymantria)*.

Normale Geschlechter:

♀ = FMm F > Mm. Der Faktor F bleibt während der ganzen Entwicklungszeit in entschiedenem Übergewicht.

♂ = FMM MM > F. Hier bleiben die Faktoren MM während der ganzen Entwicklungszeit im Übergewicht.

Weiblicher Intersex = $F_{schwach}$ $M_{stark}m$. $F_s \sim M_{st}m$. Das entschiedene Übergewicht des weiblich bestimmenden Faktors bleibt aus.

Männlicher Intersex = F_{stark} $MM_{schwach}$. $F_{st} \sim MM_s$. Das entschiedene Übergewicht der männlich bestimmenden Faktoren bleibt aus.

Bei *Lymantria* und den *Amphibien* muss die Faktorenstärke aus der genetischen Analyse erschlossen werden; bei den Amphibien kommen ausserdem die entwicklungsgeschichtlichen Verhältnisse der verschiedenen Rassen hinzu. In beiden Fällen ist die Beweisführung für die verschiedene Stärke der genetischen Faktoren indirekt. Bei *Solenobia* und *Drosophila* dagegen findet sie im triploiden Chromosomensatz ihren sichtbaren Ausdruck.

VII. DIE WIRKUNG DER GESCHLECHTSBESTIMMENDEN FAKTOREN WÄHREND DER ENTWICKLUNG.

So einig man ist über die genetische Grundlage, so sehr gehen die Meinungen auseinander, wenn es sich um ihre Auswirkung während der Entwicklung handelt.

Es sind zwei prinzipiell verschiedene Annahmen möglich: die Geschlechtsfaktoren oder Realisatoren können gleichzeitig nebeneinander oder gestaffelt nacheinander zur Wirkung kommen. Die erste Annahme lehnt sich an die allgemeine Theorie der Genwirkung an, wie sie von den *Drosophila*-Genetikern ausgearbeitet wurde. Die andere ist das von GOLDSCHMIDT formulierte Zeitgesetz. Beide Auffassungen gelten in erster Linie für die genetisch bedingten Faktoren der Geschlechtsentwicklung; sie können aber auch auf die geschlechtsbestimmenden Umweltfaktoren ausgedehnt werden.

Gehen die beiden Auffassungen vom zeitlichen Einsatz der Geschlechtsfaktoren aus, so beschäftigt sich WITSCHIS Induktortheorie mit der geschlechtsbestimmenden Induktion durch einzelne Organbereiche. Letzten Endes muss am Zustandekommen dieser Induktionen naturgemäss auch die Erbgrundlage beteiligt sein. Infolge dessen kann auch hier der zeitliche Einsatz der geschlechtsbestimmenden Faktoren das Wesentliche sein.

A. *Die Annahme der gleichzeitigen Wirkung der geschlechtsbestimmenden Faktoren.*

„The central idea of the genic balance formation is that each character is produced by the co-operative action of all the genes, some of these tending to drive the development in a particulary direction, while others balance this action by tending to drive development in the opposite direction“ (BRIDGES 1932, S. 74). Wendet man diese Anschauung auf die Geschlechtsfaktoren an, so führt dies zur Annahme, dass die Faktoren (die Realisatoren) beider Geschlechtsrichtungen gleichzeitig wirksam sind. Naturgemäss bezieht sich die Gleichzeitigkeit jeweilen auf die einzelne reaktionsbereite und bisexuelle Organanlage. Der Zeitpunkt der Reaktionsbereitschaft selbst kann bei den verschiedenen Organanlagen früher oder später in der gesamten Entwicklung des Keimes liegen.

B. *Das Goldschmidt'sche Zeitgesetz.*

Nach dem genannten Autor wirken die Geschlechtsfaktoren M und F nicht gleichzeitig, sondern je nach der genetischen Konstitution wirkt zuerst die eine, dann, nach einem Drehpunkt, die

andere Faktorengruppe. Für sich genommen, soll jede der beiden Gruppen in ihrer Wirkungsperiode die normale Wirkungsstärke haben. Formulieren wir mit GOLDSCHMIDT diese Verhältnisse wiederum für die Schmetterlinge, so durchlaufen die Intersexe entsprechend den oben gegebenen Formeln ihre Entwicklung wie folgt:

Weibliche Intersexe: Während einer ersten Entwicklungsphase (als „genetische Phase" bezeichnet) überwiegt der weibliche Faktor F. Alle Organanlagen, die während dieser Periode zur Geschlechtsentwicklung bereit sind (im folgenden als „Frühorgane" bezeichnet), werden weiblich. Dann folgt der Drehpunkt, nach GOLDSCHMIDT nur von kurzer Dauer, und im gleichen Individuum für alle Organe gleichzeitig. Nach dem Drehpunkt überwiegen in einer zweiten „konträren Phase" die männlichen Faktoren Mm. Alle Organanlagen, die erst während dieser Periode zur Geschlechtsentwicklung bereit sind (die „Spätorgane"), werden männlich.

Je schwächer F gegenüber Mm wird, desto kürzer ist die genetische und desto länger die konträre Phase, desto zahlreicher fallen die Determinationen auch bei den Frühorganen ins konträre Geschlecht.

Die männlichen Intersexe verhalten sich gegengleich: zuerst eine genetische männliche Phase: Frühorgane männlich — dann der Drehpunkt, für alle Organe gleichzeitig — dann weibliche konträre Phase: Spätorgane weiblich. Je mehr hier der F-Faktor das Übergewicht gegenüber MM erhält, desto kürzer wird auch hier die genetische Phase, desto zahlreicher fallen auch hier die Determinationen der Frühorgane in die konträre Phase und werden weiblich.

Nach dem Gesagten enthält das Zeitgesetz zwei wichtige Teile: einerseits die Aufeinanderfolge zweier entgegengesetzter Geschlechtsbestimmungsphasen, die sich im Drehpunkt ablösen, andererseits die Zeitfolge der Determinationen der Organanlagen [1] und deren Einordnung in die beiden Geschlechtsphasen.

---

[1] GOLDSCHMIDT nimmt als Grundlage für die Zeitfolge der Determinationen das erste Sichtbarwerden der Organstrukturen und setzt voraus, dass die Reihenfolge des Sichtbarwerdens die Reihenfolge der Determination widerspiegelt. Dies ist eine durchaus unsichere Annahme. Näheres bei BALTZER 1937, 2, S. 12.

Daraus ergeben sich nachstehende Folgerungen, die im Kapitel VIII geprüft werden:

a) Organe mit zeitlich gleichliegenden Determinationen müssen gleiches Geschlecht haben;

b) Spätorgane müssen das konträre Geschlecht haben, wenn der konträre Einschlag schon bei den Frühorganen nachweisbar ist.

C. *Die Geschlechtsumwandlung.*

Das Phänomen des „Drehpunktes" ist, wie auch von SEILER hervorgehoben wurde, an sich kein Beweis für das Zeitgesetz. Umwandlungen von einer Geschlechtsrichtung in die andere sind auch denkbar, wenn beide Geschlechtsfaktoren gleichzeitig wirksam sind. Sie können dadurch zustande kommen, dass bei einem dauernd wirkenden Faktorengleichgewicht dieselben Organe oder verschiedene Bezirke eines Organs selektiv für den einen Faktor früher, für den andern später reaktionsbereit werden. Diese Annahme istin der Induktortheorie WITSCHIS enthalten. Ein „Drehpunkt" kann überdies so zustande kommen (was sich mit dem eben gesagten berührt), dass verschiedene Phasen einer Organentwicklung oder des ganzen Keimes gegenüber den beiden Geschlechtsfaktoren eine verschiedene Entwicklungsempfindlichkeit haben. Dabei können diese Geschlechtsfaktoren genetischer oder umweltlicher Natur sein.

Beispiele der letzteren Art bilden zahlreiche primäre Zwitter, unter anderem *Ophryotrocha* (HARTMANN und HUTH 1936). Ein genetisches Beispiel, in das auch Umweltfaktoren hineinspielen, liegt bei den Amphibien und zwar speziell in der männlichen Entwicklung der undifferenzierten Froschrassen vor. Die männlichen Tiere dieser Rassen haben zuerst unentwickelt-weibliche Gonaden und gehen erst nach der Metamorphose in den männlichen Zustand über. In dieser Entwicklungskette sind, wie schon erläutert wurde, die beiden Induktionsbezirke der Gonaden (Cortex und Medulla) die ausschlaggebenden Faktoren. Bei den männlichen Tieren der undifferenzierten Rassen kommt zuerst die verweiblichende Cortex und dann erst die vermännlichende Medulla zur Wirkung.

Allerdings ist mit dieser Erklärung noch nicht die Frage gelöst,

w a r u m diese Bezirke zu verschiedener Zeit induktiv werden. WITSCHI setzt (1934, S. 468) als wesentlichen Faktor die Stärke der Geschlechtsgene (F und M) ein. Von ihnen hängt ab, wann und wie stark die Induktoren in Gang kommen. Sie sollen dabei nicht als konkurrenzierende, sondern als unabhängige Faktoren wirken; „female und male genes independently cause the appearance of the cortical and medullary inductors" (l.c.). Freilich ist unklar, in welcher Weise die verschieden starken Gene die Wirkung der Induktoren dosieren und welche Rolle dabei ausser den Genen die Induktoren selbst spielen. Es könnte ihnen eine zeitlich verschiedene Reaktionsbereitschaft oder eine zeitlich verschieden hohe Entwicklungsgeschwindigkeit eigen sein. Wichtig aber scheint auf alle Fälle, dass nicht nur ein zeitlicher Mechanismus im Sinne GOLDSCHMIDTS vorliegt, sondern dass der ganze Komplex des Induktionssystems eingesetzt werden muss, in den die verschiedensten Faktoren eingreifen.

VIII. PRÜFUNG DER BEIDEN HYPOTHESEN DURCH DIE ANALYSE DER INTERSEXUELLEN MOSAIKS.

1. *Schwierigkeiten für das Zeitgesetz.*

GOLDSCHMIDT wurde durch *Lymantria* zu seinem Zeitgesetz geführt. Trotzdem stimmen die Intersexe dieser Form mit den Erwartungen, die das Zeitgesetz stellt, oft nicht überein, und die gleiche Feststellung muss für die Intersexe bei anderen Formen gemacht werden. Dadurch wird die allgemeine Gültigkeit der Hypothese in Frage gestellt. Im folgenden ist eine Übersicht über derartige Ausnahmen gegeben.

a) Es kommen nicht selten in der gleichen Entwicklungsphase männliche und weibliche Organe n e b e n e i n a n d e r vor. Dies ist bei *Bonellia* im einzelnen untersucht worden (cf. BALTZER 1937, 1, S. 144 f.). Die gleiche Feststellung lässt sich am Kopulationsapparat und den Gonaden zahlreicher Schmetterlings-Intersexe machen. Für den Kopulationsapparat der *Lymantria* sind solche Fälle von BALTZER (1937, 2) zusammengestellt worden. Für die Ausführwege des Geschlechtsapparates der *Solenobia*-Intersexe hat BEYER (in diesem Heft) ein grösseres neues Material geliefert: 41 von 230 Tieren haben neben allen weiblichen Organen auch

ein Herold'sches [männliches] Organ. Bei den Bistonidenbastarden hat Meisenheimer (1934, 1930)[1] eine grössere Anzahl von Fällen beschrieben, in denen männliche und weibliche Kopulationsapparate und Gonaden im gleichen Individuum ausgebildet sind. Die Verhältnisse der Gonaden werden weiter unten noch genauer gewürdigt.

b) Es kommen bei starker Intersexualität Frühorgane mit konträr abgeändertem Geschlechtscharakter vor. Sie setzen einen frühen Drehpunkt voraus. Im gleichen Tier aber haben die Spätorgane nicht selten noch genetischen Einschlag. Er nötigt zur Annahme eines späten Drehpunkts. Die beiden Annahmen widersprechen sich. Neben Beispielen bei *Lymantria* (cf. Baltzer 1937, 2) gehören in diese Kategorie wohl auch die männlichen Geschlechtskämme bei *Drosophila*. Sie sind in Intersexen noch erhalten, auch wenn alle andern männlichen Organe verschwunden sind (cf. Bridges 1932, S. 70). Und doch müssen wir erwarten, dass diese sekundären Bildungen eines Tarsusgliedes nicht extreme Frühanlagen sind. Es fehlt hier wie in anderen Fällen an direkten entwicklungsphysiologischen Experimenten.

Ganz allgemein sollten nach dem Zeitgesetz die Spätorgane bei starken Intersexualitätsgraden in rein konträrer Richtung entwickelt sein und den vollen Ausbildungsgrad haben. Denn in solchen Fällen müsste ein frühliegender Drehpunkt angenommen werden und damit sollte die Determination der Spätorgane ganz in die konträre Geschlechtsphase gerückt sein. Statt dessen finden wir in diesen Fällen recht häufig Spätorgane mit Entwicklungshemmungen oder mit intermediärer Ausbildung. Entweder haben hier die Faktoren beider Geschlechtsrichtungen noch zusammen gewirkt oder es haben (bei den Hemmungen) die konträren Faktoren nach dem Drehpunkt nur eine abgeschwächte Wirkung gehabt.

c) Wenn wir das Mosaik als Ganzes betrachten, so verhalten sich die Frühorgane und Spätorgane sehr wechselnd, bald im Sinne des Zeitgesetzes (Frühorgane mit genetischem, Spätorgane mit konträrem oder intermediärem Geschlecht), bald aber in entgegengesetztem Sinn. Dies ist für *Lymantria* von Kos-

[1] Leider ist bei den Bistonidenbastarden der Chromosomenbestand nicht völlig sichergestellt. Sie sind triploid oder subtriploid. Die Möglichkeit verschiedener Chromosomenbestände innerhalb des gleichen Tieres ist zwar nicht gross, aber nicht ausgeschlossen.

MINSKY, für *Solenobia* von SEILERS Mitarbeitern nachgewiesen worden (vergl. die Aufsätze BEYER und NÜESCH in diesem Heft). KOSMINSKY hat aus diesem wechselnden Verhalten im Gegensatz zu GOLDSCHMIDT geschlossen, dass die Determinationen der einzelnen Organe zeitlich nahe beieinander und alle in der frühen Entwicklung liegen.

2. *Intermediäre Organe.*

a) Die Gonaden.

Die Analyse der Gonaden ist von besonderem Interesse. Bei *Lymantria*, *Solenobia* und *Drosophila* können im gleichen Intersex männliche und weibliche Gonaden nebeneinander vorkommen. Für *Lymantria* hat dies GOLDSCHMIDT selbst (1931), für *Solenobia* SEILER (1929), für *Drosophila* haben es BRIDGES und DOBZHANSKY nachgewiesen. „Rather often", sagt BRIDGES (1932, S. 68), „an ovary and a testis were present together". Dass gleiches für die Bistonidenkreuzungen MEISENHEIMERS gilt, wurde schon erwähnt.

Aber die Mischung geht noch weiter. Auch innerhalb der Gonade können die einzelnen Gonadenröhren verschiedene Geschlechtsrichtung haben und vom weiblichen bis zum männlichen Extrem variieren. Hier müssen also beide Geschlechtstendenzen nebeneinander bestehen, sodass verschiedene Abschnitte des gleichen Organs in entgegengesetzter Richtung ausschlagen können, oder zum mindesten muss der Drehpunkt in den einzelnen Gonadenröhren zu verschiedener Zeit erfolgen, was am leichtesten zu verstehen ist, wenn die Dreh„punkt"-Phase, wie SEILER annimmt, eine längere Dauer hat.

Endlich aber kann die einzelne Gonadenröhre Spermien und Eifächer enthalten. Dabei scheint nach GOLDSCHMIDT eine topographische Gesetzmässigkeit zu bestehen: der basale Teil der Gonadenröhren scheint überwiegend weiblich, der Kapselteil überwiegend männlich zu werden. Nach demselben Autor scheint dies sowohl für die weiblichen wie für die männlichen Intersexe der *Lymantria* zu gelten.

Naturgemäss sind solche Gonaden mit Übergangstypus für die Fragen des Drehpunkts und die Möglichkeit topographischer Induktionsbezirke von besonderem Interesse. Die Geschlechtsdrüsen scheinen bei *Solenobia* bisher die einzigen Organe mit Geschlechtsumschlag innerhalb des Organbereiches selbst zu sein. Diese

Sonderstellung kann vielleicht aus der Besonderheit der Geschlechtszellenentwicklung verstanden werden. Denn gegenüber andern Organen besteht insofern ein Unterschied, als die alternative Entwicklung der Geschlechtszellen jede Einzelzelle für sich betrifft. Bei den andern Organen aber bilden die sich aufbauenden Zellen einen einheitlicheren Determinationsbezirk mit gemeinsamer Reaktion aller Zellen.

Für die Topographie der zwitterigen Gonade ist ein verschiedenes Bild zu erwarten, je nachdem, ob ein rein zeitlich oder ein örtlich bedingter Umschlag vorliegt. Erfolgt er rein zeitlich, so müssen diese Gonaden zuerst Geschlechtszellen in der einen Richtung und erst nachher solche in der andern Richtung entwickeln. Bei den *Solenobia*-Intersexen ist dies nach Seiler und Beyer (dieses Heft) der Fall. Ausserdem sollte bei rein zeitlicher Bestimmung die Geschlechtsumwandlung topographisch keine bestimmten Beziehungen aufzeigen. *Solenobia* scheint auch diese Erwartung zu erfüllen.

Wenn die Geschlechtsdifferenzierung nicht rein zeitlich, sondern örtlich durch Induktionsbezirke bedingt wird, so sollten bestimmte Gonadenbereiche ihren festen Geschlechtscharakter haben. Dies sollte auch für zwitterige Gonaden gelten, mag es sich um männliche oder weibliche Intersexe handeln. *Lymantria* scheint für bestimmte Induktionsbezirke zu sprechen. Goldschmidt nimmt in seiner letzten Arbeit (1931, 2) an, dass der Kapselteil der Gonade als männlicher, der basale Ausführungsbereich als weiblicher Induktor wirkt (ähnlich wie Medulla und Cortex bei der Amphibiengonade nach Witschi).

Auch in diesem Fall kann der zeitliche Faktor eine Rolle spielen und die Induktionsbezirke zu verschiedenen Zeiten in Gang setzen. Dass trotzdem der Nachweis des Zeitgesetzes grosse Schwierigkeiten findet, wurde auf Seite 13 bei Besprechung der Amphibiengonade hervorgehoben.

Im übrigen wurde schon betont, dass ein zeitlicher Umschlag innerhalb eines Organs für sich allein keinen Beweis für das Zeitgesetz bildet. Die Gültigkeit dieses Gesetzes muss sich im Gesamtmosaik erweisen, und gerade in dieser Hinsicht bestehen grosse Schwierigkeiten (vergl. S. 345).

Dass territoriale und nicht nur zeitliche Verhältnisse eine wesentliche Rolle spielen, und die Einflüsse beider Komponenten durch-

einander gehen, ist nicht nur eine allgemeine entwicklungsphysiologische Erwartung. Es weist auch die Rolle der Imaginalscheiben im Sinne von lokalen Determinationsbezirken in dieser Richtung. „Each local region or organ especially those parts coming from a single imaginal disc or physically connected in such a way, that diffusion is allowed, show a high correlation in turning moments" (Bridges 1932, S. 72 für *Drosophila*).

b) Andere intermediäre Organe.

Ausser den gemischten Gonaden gibt es noch eine weitere Gruppe gemischter Organe: diejenigen Bildungen, deren Charaktere im strengen Sinne intermediär zwischen den beiden Geschlechtern stehen. Bei *Bonellia* ist das beste Beipiel dieser Art der intermediäre Samenschlauch, der ausser dem männlichen Samenschlauchcharakter noch weibliche Charaktere (einen vorderdarmartigen Samensack) besitzt.

Unter den genetischen Intersexen liefert *Solenobia* die besten Beispiele. Man vergleiche hiefür die Aufsätze von Seiler und seinen Mitarbeitern im vorliegenden Heft. Wichtig scheinen dabei vor allem die qualitativ intermediären Organe zu sein, z. B. die intermediären Bildungen im Bereich des Kopulationsapparates. Sie liefern die stärksten Argumente für die Annahme, dass die beiden Geschlechtstendenzen nebeneinander gewirkt haben.

Soweit die spärlichen Erfahrungen reichen, entwickeln sich die im eigentlichen Sinn intermediären Organe von Anfang an intermediär. Ein Beispiel ist die Fühlerfiederung bei den männlichen *Lymantria*-Intersexen nach Kosminsky (1935). Eine solche intermediäre Entwicklung ist nach dem Goldschmidt'schen Zeitgesetz nur dann zu erklären, wenn man annimmt, dass die Determinationsphase dieser Organe zum Teil vor, zum Teil nach den Drehpunkt fällt. Diese Erklärung bietet um so grössere Schwierigkeiten, je stärker man an der Goldschmidt'schen Fassung eines kurzen Dreh-„punkts" festhält (vergl. auch Du Bois 1937, S. 43). Sie wird um so brauchbarer, je längere Dauer der Umschlagsperiode zugebilligt wird. Dann rückt der Fall nahe an das Prinzip gleichzeitiger Faktorenwirkung heran. Dass die Annahme eines schematischen, für alle Organe gleichzeitigen und dazu noch kurzen Drehpunkts kaum zu halten ist, hat schon Bridges (1932, S. 71)

betont: „The idea of a simple turning moment for the individual as a whole must be looked upon as an idealization and not as a fact. It can be easily demonstrated not to hold“.

3. *Schwierigkeiten für die Annahme einer gleichzeitigen Wirkung der Faktoren beider Geschlechtsrichtungen.*

Wir haben im vorangegangenen Abschnitt bei der Besprechung der Gonaden darauf hingewiesen, dass nicht nur das Zeitgesetz, sondern auch die Annahme gleichzeitiger entgegengesetzter Faktorenwirkung Schwierigkeiten begegnet. Diesen Schwierigkeiten wollen wir im folgenden noch genauer nachgehen.

a) Nach den Untersuchungen von Kosminsky beginnen die Intersexe ihre Entwicklung im genetischen Geschlecht und werden erst in der späteren Entwicklung intersex. Die einfache Annahme eines dauernden ungeänderten Faktorengleichgewichts erklärt diese Verschiebung nicht. Die Goldschmidt'sche These würde sie, wenn ihr nicht andere Schwierigkeiten begegneten, erklären. Es ist bisher wohl nicht klar, in welchem Grade diese Verschiebung von der genetischen in die intersexuelle Richtung verallgemeinert werden kann. Der Unterschied zu der Annahme Goldschmidts liegt darin, dass dieser Autor auf eine erste unverändert genetische Phase eine rein geschlechtige konträre, Kosminsky aber eine intersexe Phase folgen lässt.

Entwicklungsgeschichtliches Material steht Kosminsky nur in geringem Grade zur Verfügung. Wenn seine Annahme richtig ist, muss zuerst noch ein Faktorenübergewicht im Sinne des ursprünglichen Geschlechts bestehen und allmählich in ein Faktorengleichgewicht übergehen. Nach Kosminsky geschieht dies durch die allmählich eintretende Wirkung von Modifikatoren. Doch ist diese Erklärung weder bewiesen, noch ist sie die einzige Erklärungsmöglichkeit. Es wäre denkbar, dass bei gleichbleibender Faktorenstärke die frühe Organentwicklung leichter auf ein geringes Übergewicht des genetisch überwiegenden Faktors reagiert als die spätere Entwicklung, ähnlich wie bei Kaulquappen die metamorphosierenden Organe zuerst auf geringere Thyroxindosen reagieren als später (Etkin 1935).

b) Goldschmidt hat bei *Lymantria* weibliche und männliche Intersexe erzielt. Die beiden Typen beginnen ihre Ausbildung

nach dem genannten Autor in entgegengesetzter Weise, jede Gruppe mit ihrem genetischen Geschlecht. Eine solche Verschiedenheit in der Entwicklung der beiden Intersexgruppen wird durch die einfache Annahme eines Gleichgewichtes zwischen den männlichen und weiblichen Geschlechtsfaktoren nicht erklärt. Vielmehr muss angenommen werden, was sich mit dem oben gesagten berührt, dass bei weiblichen Intersexen zuerst ein schwaches Übergewicht des weiblichen Faktors, bei männlichen Intersexen aber ein solches der männlichen Faktoren besteht, und dass sich diese Übergewichte nur während der ersten Entwicklung auswirken. Im übrigen muss allerdings gesagt werden, dass ein genauer Vergleich der Entwicklung bei den männlichen und weiblichen Intersexen nicht durchgeführt wurde, was angesichts der bestehenden Schwierigkeiten nicht weiter verwunderlich ist.

LITERATURVERZEICHNIS

1937. 1. BALTZER, F. *Über die Entwicklung und Bestimmung des Geschlechts und die Anwendbarkeit des Goldschmidtschen Zeitgesetzes der Intersexualität bei Bonellia viridis.* Pubbl. Staz. zool. Napoli, Vol. 16.

1937. 2. —— *Analyse des Goldschmidt'schen Zeitgesetzes der Intersexualität auf Grund eines Vergleiches der Entwicklung der Bonellia- und Lymantria-Intersexe. — Zeitlich gestaffelte Wirkung der Geschlechtsfaktoren (Zeitgesetz) oder Faktorengleichzeitigkeit (Gengleichgewicht).* Roux' Arch., Bd. 136.

1932. BRIDGES, C. B. *The genetics of sex in Drosophila.* In ALLEN: *Sex and internal secretion.*

1930. DOBZHANSKY, Th. *Time of development of the different sexual forms in Drosophila melanogaster.* Biol. Bull., vol. 59.

1931. DU BOIS, A. M. *Morphologische Untersuchungen über die Entwicklung des Kopulationsapparates der intersexuellen Weibchen von Lymantria dispar L.* Roux' Arch., Bd. 124.

1936. —— *L'intersexualité et ses causes génétiques.* Actualités scient. et industr., 413, Paris, Hermann, édit.

1935. ETKIN, W. *The mechanism of anurean metamorphosis.* J. exp. Zool., Vol. 71.

1931. 1. GOLDSCHMIDT, R. *Die sexuellen Zwischenstufen.* Monogr. aus d. Ges.-Gebiet der Physiologie der Pfl. u. d. Tiere, 23. Bd., Springer, Berlin.

1931. 2. —— *Neue Untersuchungen über die Umwandlung der Gonaden bei intersexuellen Lymantria dispar L.* Roux' Arch., Bd. 124.

1936. HARTMANN, M. u. HUTH, W. *Untersuchungen über Geschlechtsbestimmung und Geschlechtsumwandlung von Ophryotrocha puerilis.* Zool. Jahrb., Bd. 56, Abt. allg. Zool.

1936. KEIL, I. *Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Schmetterlinge.* II. *Die äussere Morphologie der F_1-Puppen aus den Solenobia triquetrella-Kreuzungen.* Zeitschr. f. indukt. Abstgs.- u. Vererbungslehre, Bd. 72.

1935. KOSMINSKY, P. *Untersuchungen über Intersexualität bei Lymantria dispar L.* I. u. II. Teil. *Morphologische Untersuchung der männlichen Intersexe.* Zool. Z., Bd. 14 (Russisch).

1929. KÜHN, A. und HENKE, K. *Genetische und entwicklungsphysiologische Untersuchungen an der Mehlmotte Ephestia Kühniella Zeller.* VII. *Die glasflügeligen Stämme.* Abh. d. Ges. d. Wiss. zu Göttingen. Math.-physik. Klasse, N. F., Bd. 15, 1.

1924. MEISENHEIMER, J. *Experimentelle Untersuchungen zur Soma- und Geschlechtsdifferenzierung.* III. *Die Vererbung von Art- und Geschlechtsmerkmalen bei Biston-Artkreuzungen.* Zool. Jahrb., Bd. 41, Abt. f. allg. Z. u. Phys.

1930. —— *Geschlecht und Geschlechter im Tierreiche.* II. Bd. *Die allgemeinen Probleme.*

1929. SEILER, J. *Ergebnisse aus der Kreuzung parthenogenetischer und zweigeschlechtlicher Schmetterlinge.* I. *Die Keimdrüsen der intersexen F_1-Raupen.* Roux' Arch., Bd. 119.

1935. —— Idem III. *Der Einfluss von Temperaturfaktoren auf das F_1-Resultat der Solenobia triquetrella-Kreuzungen.* Revue suisse de Zool., t. 42.

1936. —— Idem IV. *Entwicklungsmechanische Bemerkungen über die intersexen F_1-Puppen aus den Solenobia triquetrella-Kreuzungen.* Zeitschr. f. indukt. Abstgs.- u. Vererbungslehre, Bd. 72.

1925. WITSCHI, E. *Studien über Geschlechtsumkehr und sekundäre Geschlechtsmerkmale der Amphibien.* Arch. d. Julius Klaus-Stiftung. f. Vererbungsforschg. Soz. Anthropologie u. Rassenhygiene, Bd. 1, Heft 2.

1932. —— *Sex deviations, inversions and parabiosis.* In ALLEN: *Sex and internal secretions.*

1934. —— *Genes and inductors of sex differentiation in Amphibians.* Biol. Reviews, v. 9.

1937. ZURBUCHEN, K. *Entwicklung der Intersexe und sexuelle Variabilität bei Bonellia viridis in Versuchen mit abgekürztem Rüsselparasitismus.* Pubbl. Staz. Zool. Napoli, vol. 16.

Tome 44, n° 19. — Juillet 1937.

Communication faite a l'Assemblée générale de la Société zoologique suisse, tenue a Zurich les 3 et 4 avril 1937.

L'appareil respiratoire des Gymnophiones

par

Jean-G. BAER

(Neuchâtel).

Avec 2 figures dans le texte.

Il semblerait au premier abord que l'appareil respiratoire des Amphibiens soit bien connu jusque dans ses moindres détails et que son anatomie ne réserve aucune surprise. Lorsque l'on consulte les ouvrages et les traités d'Anatomie comparée, les plus connus comme les plus récents, Gegenbaur (1901), Wiedersheim (1909), Schimkewitsch (1910), Ihle *et alt.* (1927), Bütschli (1934) et Bolk *et alt.* (1937), on est frappé de constater, au chapitre ayant trait à la respiration, une lacune sérieuse. Dans aucun des ouvrages signalés ci-dessus ne se trouve la description, ou même la mention du poumon trachéal des Amphibiens apodes. Dans le gros traité d'Anatomie comparée de Bolk et collaborateurs, ce chapitre a été fort bien exposé par H. Marcus dont les nombreuses publications sur le développement et sur l'anatomie des Gymnophiones lui confèrent une autorité incontestée. Cependant, le hasard a voulu que toutes les études de Marcus aient été faites sur une seule espèce, *Hypogeophis rostratus* (Cuvier), chez laquelle le poumon trachéal semble faire défaut ! La découverte de cet organe chez les Gymnophiones est due à Fuhrmann (1912) qui le premier le décrivit et le figura chez *Typhlonectes.* Il est surprenant de constater que ce mémoire a complètement échappé aux collaborateurs des divers ouvrages d'Anatomie comparée parus depuis.

Nous avons eu à notre disposition les Gymnophiones rapportés de l'Inde méridionale par les Drs J. Carl et K. Escher. Les très nombreux échantillons appartiennent tous à la même espèce, *Uraeotyphlus oxyurus* (Dum. & Bibr.), déterminé par le Dr Jean

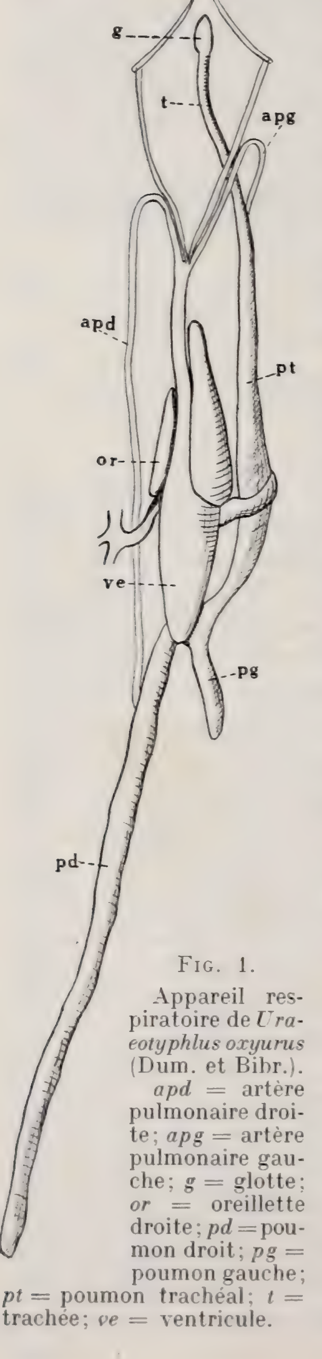


Fig. 1.

Appareil respiratoire de *Uraeotyphlus oxyurus* (Dum. et Bibr.). *apd* = artère pulmonaire droite; *apg* = artère pulmonaire gauche; *g* = glotte; *or* = oreillette droite; *pd* = poumon droit; *pg* = poumon gauche; *pt* = poumon trachéal; *t* = trachée; *ve* = ventricule.

Roux, de Bâle. Notre étude a été complétée par l'examen de coupes et de dissections d'autres espèces se trouvant dans les collections de l'Institut de Zoologie de l'Université de Neuchâtel, à savoir: *Ichthyophis glutinosus* (L.), *Chthonerpeton indistinctum* (Rhdt. et Ltk.), *Typhlonectes compressicauda* (Dum. et Bibr.) et *Typhlonectes natans* J.G. Fisch.

Chez *Uraeotyphlus*, comme chez la majorité des Gymnophiones, les deux poumons sont très inégalement développés. Le poumon droit est toujours plus long que le gauche; il ne s'étend cependant guère au delà du tiers antérieur du foie. Le poumon gauche est rudimentaire, long de quelques millimètres à peine. Dans des échantillons dont la longueur totale est de 210^{mm}, le poumon droit a 28^{mm} et le gauche 5^{mm}. Cette disproportion se rencontre aussi chez *Ichthyophis* et *Chthonerpeton;* par contre, chez *Typhlonectes*, les deux poumons sont très bien développés, le poumon droit pouvant atteindre et même dépasser le rectum et le poumon gauche, le bord postérieur du foie.

Par suite de l'allongement de la région cervicale, la trachée est très longue, sa bifurcation se trouvant au niveau et à la face dorsale de la pointe du cœur. Sur tout son parcours, elle est maintenue béante par un grand nombre de pièces cartilagineuses en forme de fer à cheval, à convexité dorsale, donc ouvertes du côté ventral. Ces pièces sont parfois réunies entre elles par de petits ponts cartilagineux longitudinaux. De la glotte à la bifurcation, la trachée mesure 25^{mm} de

long; cependant, seuls les huits premiers millimètres appartiennent à la trachée proprement dite, le reste étant occupé par le poumon trachéal. Cet organe singulier a environ 17^{mm} de long chez *Uraeotyphlus* et se distingue par sa forme en fuseau, légèrement prismatique. Il s'étend de l'endroit où l'artère pulmonaire gauche croise la trachée pour se replier en arrière, jusqu'à la pointe du cœur, c'est-à-dire jusqu'à la naissance des deux poumons. Le poumon trachéal est irrigué par l'artère pulmonaire gauche qui lui envoie deux branches principales avant de s'enfoncer dans le poumon gauche, rudimentaire.

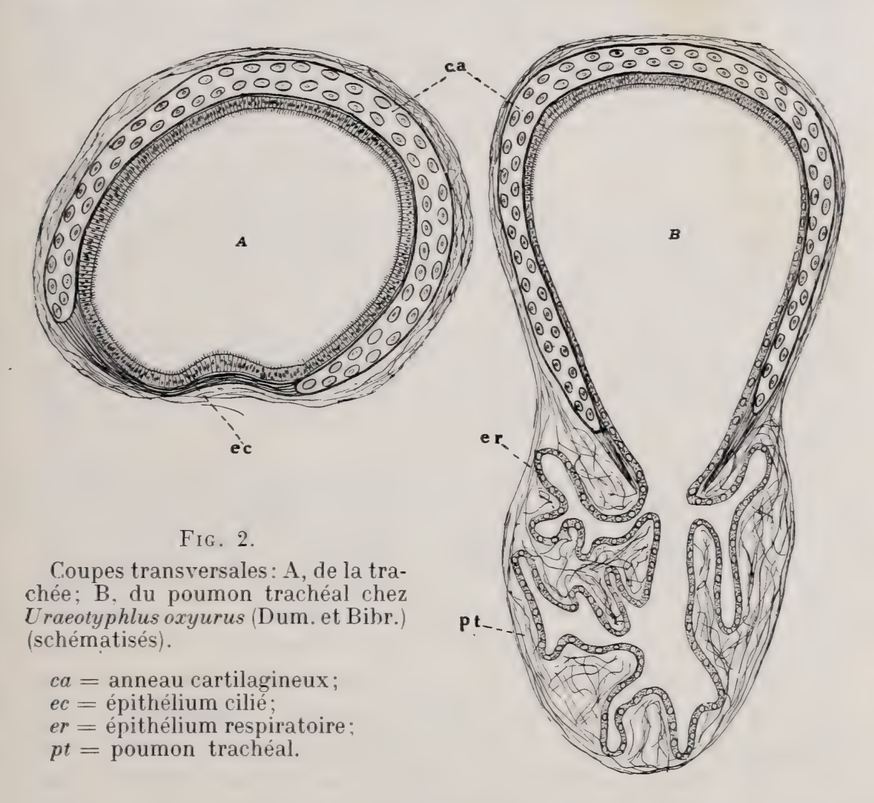


Fig. 2.

Coupes transversales: A, de la trachée; B, du poumon trachéal chez *Uraeotyphlus oxyurus* (Dum. et Bibr.) (schématisés).

ca = anneau cartilagineux;
ec = épithélium cilié;
er = épithélium respiratoire;
pt = poumon trachéal.

La structure histologique du poumon trachéal est très caractéristique. Sur des coupes transversales, on voit que la paroi ventrale de la trachée est évaginée, formant des replis compliqués qui limitent autant de diverticules communiquant tous avec la lumière de la trachée. En coupes sagittales, on observe que la trachée est

ouverte sur toute sa face ventrale, celle-ci étant en communication avec les diverticules. La muqueuse de la trachée est constituée normalement par un épithélium à cils vibratiles, facilement visibles; cependant, dans toute l'étendue du poumon trachéal, cet épithélium cilié ne se rencontre plus qu'à la face dorsale de la lumière trachéenne; partout ailleurs, l'épithélium est transformé en épithélium respiratoire typique dans lequel cheminent de très nombreux capillaires sanguins. Ce même épithélium tapisse les parois des diverticules du poumon trachéal; il est en tous points identique à celui formant les alvéoles pulmonaires. Dans la paroi de ces diverticules se trouvent de nombreuses fibres élastiques entrecroisées dans tous les sens. Il est donc plus que vraisemblable que toute la face ventrale du poumon trachéal peut se dilater sous l'effet de l'inspiration d'air tout comme un poumon normal [1].

Nous avons retrouvé ce poumon trachéal, bien développé, chez *Chthonerpeton*, où il a la même structure que chez *Uraeotyphlus;* il est par contre beaucoup mieux développé chez *Typhlonectes* et surtout chez *Ichthyophis*. Chez *Hypogeophis* par contre, il n'a jamais été signalé. A notre demande, le professeur H. Marcus a bien voulu examiner à nouveau ses nombreuses coupes et nous écrivit avoir trouvé sur une distance de 15μ environ, une ébauche de cet organe. Cependant, cet auteur nous dit ne l'avoir jamais vu chez *Ichthyophis !*

On peut donc conclure que dans les cinq genres cités ci-dessus le poumon trachéal présente des différences parfois notables dans son développement. Il est le mieux représenté chez *Ichthyophis* et le moins bien chez *Hypogeophis*. Au chapitre des Apodes, Werner (1931) n'apporte aucun renseignement nouveau, se contentant simplement de reproduire le texte de Fuhrmann.

Marcus et Albrecht (1936) ont étudié, au moyen de reconstructions en plaques de cire, l'évolution des premières ébauches pulmonaires ainsi que de la trachée chez *Hypogeophis*. Ils arrivent à la conclusion que l'ébauche du poumon correspondrait à une huitième paire de poches branchiales et que la trachée se forme secondairement aux dépens d'une gouttière qui s'isole complètement de la partie céphalique de l'intestin primitif. Ainsi, poumons et

---

[1] En ce qui concerne la structure histologique des poumons proprement dits, nous y reviendrons dans un travail ultérieur.

trachée seraient d'origines embryologiques différentes quoique dérivés de territoires voisins. Malgré cela, la trachée peut engendrer des tissus respiratoires identiques à ceux qui constituent les poumons.

On connaît à la suite des recherches de Werner (1911) de Rothley (1931) et d'autres (voir Marcus in Bolk *et alt.*, 1937) l'existence d'un poumon trachéal chez certains Ophidiens. Cependant, chez ces derniers, les anneaux cartilagineux de la trachée sont ouverts à la face dorsale de cette dernière et c'est par suite à la face dorsale de la trachée que se trouve le poumon trachéal. C'est donc un organe analogue à celui des Gymnophiones. Quant au poumon trachéal des Oiseaux, nous ne le considérons pas du tout comme étant homologue de celui des Gymnophiones et des Ophidiens; il s'agit plutôt d'une dilatation de la paroi postérieure de la trachée qui forme ainsi un appareil de résonnance dont le rôle respiratoire semble nul.

Il nous paraît intéressant de souligner le fait que le poumon trachéal ne se rencontre que chez les Vertébrés vermiformes et semble en relation avec la forme particulière du corps et plus spécialement avec l'allongement considérable de la région cervicale. Quant à son rôle d'organe respiratoire accessoire, il ne semble pas y avoir de doute; peut-être supplée-t-il au poumon gauche rudimentaire ? Cependant, chez *Typhlonectes* comme chez certains *Boidae*, les deux poumons sont normalement développés et l'on rencontre également un poumon trachéal. Pour le moment, tout ce que nous savons, c'est que le poumon trachéal est une formation *sui generis* qui se développe indépendemment des poumons véritables.

OUVRAGES CITÉS

1937. Bolk, L., Göppert, E., Kallius, E. u. Lubosch, W. *Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere*. Bd. 3, p. 797-988. Berlin u. Wien.

1934. Bütschli, O. *Vorlesungen über vergleichende Anatomie*. Bd. 3, p. 491-700, Berlin.

1912. Fuhrmann, O. *Le genre Typhlonectes*. Mém. Soc. neuchâteloise Sc. nat., t. 5, p. 112-138, fig. 1-21.

1901. Gegenbaur, C. *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere*. Bd. 2, p. 215-324, Leipzig.

1927. Ihle, J. E. W., van Kampen, P. N., Nierstrasz, H. F. u. Versluys, L. *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere*, p. 583-651, Berlin.

1936. Marcus, H. u. Albrecht, M. *Die erste Entwicklung von Lunge und Trachea bei Hypogeophis*. Morph. Jahrb., Bd. 77, p. 1-21, fig. 1-16.

1931. Rothley, H. *Über den feineren Bau der Luftröhre und der Lunge der Reptilien*. Zeitschr. Morph. Ök. der Tiere, Bd. 20, p. 1-62, fig. 1-37.

1910. Schimkewitsch, W. *Lehrbuch der Vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere*, p. 382-420, Stuttgart.

1911. Werner, F. *Beiträge zur Anatomie einiger seltenerer Reptilien*. Arb. Zool. Inst. Wien, Bd. 19, p. 27-52, fig. 1-12.

1931. —— *Apoda = Gymnophiona*. Handb. der Zoolog., Bd. 4, 2. Hälfte, p. 143-208.

1909. Wiedersheim, R. *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere*. 7. Aufl., p. 538-584, Jena.

Tome 44, nº 20. — Juillet 1937.

Mitgeteilt an der Generalversammlung der Schweizerischen Zoologischen Gesellschaft, in Zürich, den 3. und 4. April 1937.

Die Lageveränderungen der Embryonen von *Eledone* und *Tremoctopus*

von

Adolf PORTMANN

Zoologische Anstalt der Universität Basel.

In einer Mitteilung über die Entwicklungsgeschichte von *Octopus* (1933) habe ich auf die zweimalige Lageveränderung des Keims in der engen Eihülle, die keine freie Bewegung erlaubt, aufmerksam gemacht. Bei *Octopus vulgaris* verlagert sich der Embryo etwa zwischen den Stadien 6 und 8 (alle nachfolgenden Bezeichnungen der Stadien folgen der Einteilung Naefs (1928)) vom distalen Ende des länglichen Eies nach dem Stielende. Die Bewegung selbst konnte in diesem Falle nicht beobachtet werden, sondern musste aus der vollzogenen Lageveränderung erschlossen werden; sie ist von Ray Lankester bereits angegeben worden, ohne dass etwas über ihren Mechanismus bekannt wäre. Die zweite Drehung des Keims erfolgt zwischen den Stadien 19 und 20 und bringt den Embryo in die ursprüngliche Orientierung zurück, die zugleich seine Schlüpfstellung ist. Diese zweite Bewegung habe ich genau beobachten können und 1933 darüber einige Einzelheiten mitgeteilt.

Die bisherigen Beschreibungen der Ontogenese anderer Oktopoden enthalten keine Darstellung solcher Drehungen, doch liess sich aus Abbildungen oder vereinzelten Bemerkungen das Vorkommen solcher Keimbewegungen bei *Polypus apollyon* (Fisher 1925), *Octopus digueti* (Rochebrune 1896) und *Eledone* (Korschelt 1893) erschliessen. Dank der freundlichen Unterstützung, die mir von Herrn Prof. A. Steuer und seinen Assistenten an der Zoologischen Station von Rovigno (Istria) gewährt wurde, war es möglich, einen umfangreichen Laich von *Tremoctopus*

violaceus, sowie eine beträchtliche Zahl von *Eledone*-Eiern zu erhalten. Dieses wertvolle Material ermöglicht bereits einige Beobachtungen über die durch das Verhalten der *Octopus*-Keime aufgeworfene Frage der Bewegungen des Embryos.

1. *Tremoctopus violaceus.*

Die wenigen Angaben von Kölliker und Naef (1928) erlauben keine Feststellungen über die Lage der Keime im Ei. Der Laich, der am 11. August 1936 in Rovigno einem Weibchen abgenommen worden ist, enthält fast alle Stadien der Entwicklung und zeigt deutlich die beiden an *Octopus* beobachteten Lageveränderungen des Keims. Die erste Drehung erfolgt etwa auf dem Stadium 8, also zur gleichen Zeit wie bei *Octopus;* die zweite Drehung scheint sich etwas früher als bei *Octopus*, nämlich zwischen Stadium 18 und 19 zu vollziehen. Bevor das Material histologisch untersucht ist, lässt sich nichts über den Mechanismus dieser Umdrehung sagen.

2. *Eledone moschata.*

Das zur Zeit vorliegende Material umfasst Eier, die am 22. Februar 1933 auf mittleren Entwicklungsstadien gefunden wurden und solche vom 1. März 1937, deren Entwicklung etwa dem Oktopodenstadium 8 entspricht. Die Eiablage beginnt also in manchen Jahren schon früh im Februar; sie dauert auch im März und April noch weiter an, wie Funde von frisch abgelegten Eiern im April beweisen.

Im deutsch-italienischen Institut für Meeresbiologie in Rovigno wurde versucht, die *Eledone*-Eier im Aquarium aufzuziehen. Dabei zeigte sich dieselbe auffällige Infektionsmöglichkeit der Eihüllen, die ich bereits bei *Octopus*-Laich festgestellt hatte. Bei *Octopus* konnte infolge der relativ raschen Entwicklung eine genügende Zahl intakter Eier bis zum Ausschlüpfen aufbewahrt werden; da die Entwicklung bei *Eledone* viele Wochen dauert, so gelingt es vorderhand nicht, die Keime, die auf frühen Stadien ins Aquarium gebracht werden, bis zum Schlüpfen aufzuziehen. Man muss sich mit Teilstrecken der Entwicklung begnügen. Mein Material umfasst Stadien von 8 an bis etwa zur Mitte der Entwicklung.

Die Embryonen des Stadiums 8 findet man sowohl in der primären Lage am distalen Eipol als in der zweiten Stellung am Stielpol der

Eikapsel. Die erste Drehung findet also auch bei *Eledone* statt. In der Tat finden sich unter den mir vorliegenden Eiern einige, welche den Embryo eben auf der „Wanderung“ zeigen, bei denen der Keim also auf der Längsseite des Eies liegt. Die Grösse der Eier verlangsamt offenbar bei *Eledone moschata* den Vorgang der Drehung, sodass der Zufall des Fixierungsmoments Stadien trifft, welche bei *Tremoctopus* und *Octopus* nicht konserviert werden.

Die neuen Beobachtungen steigern die bereits 1933 ausgesprochene Wahrscheinlichkeit, dass die hier geschilderten zwei Lageveränderungen eine für viele Oktopoden charakteristische „Blastokinese“ darstellen. Der Umstand, dass die erste Drehung bei allen bisher beobachteten Arten auf dem Stadium 8 erfolgt, weist auf gemeinsame Ursachen des Phänomens hin, was angesichts der sehr verschiedenen Eigrösse bedeutsam ist.

BIBLIOGRAPHIE

1933. PORTMANN, A. *Observations sur la vie embryonnaire de la Pieuvre (Octopus vulgaris* Lam.*)*. Arch. de Zool. expér. et gén., Notes et Revue, t. 76. Sämtliche in dieser Notiz angeführten Arbeiten sind in d i e s e r Arbeit angegeben.

Tome 44, nº 21. — Juillet 1937.

Mitgeteilt an der Generalversammlung der Schweizerischen Zoologischen Gesellschaft, in Zürich, den 3. und 4. April 1937.

Beobachtungen über die postembryonale Entwicklung des Rosenpelikans

von

Adolf PORTMANN
Zool. Anstalt der Universität Basel.

Die Erforschung des Wachstums der Vögel ist bisher fast immer durch Fragestellungen bedingt gewesen, welche diese Erscheinung als allgemein biologisches Problem betrachteten und hinter den vielen Einzelfällen allgemeinere Gesetze tierischen Wachsens suchten.

Das Wachstum erscheint aber dem Zoologen zu allererst als ein wichtiger Teilprozess der Ontogenese, und so muss man damit rechnen, bei der Analyse neben sehr allgemeinen Gesetzmässigkeiten auch gruppentypische oder Artmerkmale der Wachstumsvorgänge zu treffen, die ebenso so charakteristisch sind wie andere Besonderheiten der Ontogenese. Diese gruppentypischen Merkmale wurden bisher auch bei der Untersuchung des Wachstums der Vögel selten aufmerksamer beachtet.

Bereits in früheren Mitteilungen (Portmann 1935, 1936) habe ich nachzuweisen versucht, dass die Ontogenese im Laufe der erdgeschichtlichen Umgestaltung des Vogeltypus eine eigene Evolution durchgemacht hat, die vor allem dadurch charakterisiert ist, dass der gesamte Ablauf der Gestaltungs- und Wachstumsvorgänge in eine erstaunlich kurze Zeit zusammengedrängt ist, dass also in einer scharf begrenzten embryonalen und postembryonalen Periode die arttypische Gestalt und Grösse und damit auch die volle Selbständigkeit des Jungvogels erreicht wird. Der sogenannte Juvenilzustand des Vogels unterscheidet sich nur durch Einzelheiten der Befiederung und gewisse sekundäre Geschlechts-

merkmale sowie durch den Zustand der Gonaden von der adulten Phase; ja, oft fehlen auch manche dieser Unterschiede, da die Gonaden in der Ruhephase des adulten Vogels dem Juvenilzustand entsprechen können. Die zeitlich scharf begrenzte Postembryonalzeit ist ein Merkmal der evoluierten Vogelontogenese, also etwa der von mir (1935) als Gruppe 4-7 bezeichneten Formen. Um dieses Merkmal zu kennzeichnen, muss man einerseits die Tatsache berücksichtigen, dass sich die „Postembryonalzeit" erst im Laufe der Evolution des Ontogenesetypus der Vögel klarer als eine besondere Periode abhebt, und dass sie anderseits bei den einzelnen Vogelgruppen besondere Charaktere zeigt. Eine schematisch weite Fassung des Begriffs der Postembryonalzeit würde den Blick gerade von der wesentlichen Tatsache der allmählichen Evolution dieser ontogenetischen Periode ablenken.

Auch die Wachstumsvorgänge folgen als wesentliche Teilprozesse der Ontogenese diesem Evolutionsgesetz: relativ reptilienartig langsam ist das Wachstum bei primitiven Gruppen, wie den Hühnervögeln, während sich bei evoluierteren Gruppen ein besonderer Wachstumstypus herausgebildet hat. Bei diesen Formen ist das Wachstum zu dem Zeitpunkt beendet, an dem auch die Flugfähigkeit erreicht ist.

Dass diese besondere Art der Ontogenese bei allen evoluierten Vogeltypen vorkommt, unabhängig von der Eigrösse oder der Grösse der Adultform, das lässt eine vergleichende Übersicht über die verschiedenen Vogelordnungen bereits ahnen. Die Möglichkeit, das Wachstum eines Rosenpelikans (*Pelecanus onocrotalus* Gm.) zu verfolgen, ergab eine interessante Bestätigung unserer Auffassung für den Sonderfall eines hochevoluierten, besonders schweren Vogels. Schon früher ist eine Pelikanaufzucht im Zoologischen Garten in Basel gelungen und, durch viele Bilder belegt, vom Leiter des Gartens dargestellt worden (Wendnagel 1935). Ich beschränke mich in dieser Mitteilung auf die Wachstumsprozesse, für die mir Herr W. Wendnagel durch sorgfältige wöchentliche Messungen und Wägungen wertvolle Unterlagen verschafft hat. Ihm, sowie Herrn Direktor A. Wendnagel sei für die freundliche Förderung hiemit herzlich gedankt. Um die Aufzucht nicht zu gefährden, wurde auf das Wägen in den ersten Wochen verzichtet; dies rechtfertigte sich umsomehr, als diese Frühperiode nichts zeigt, was besonders auffällig wäre.

Während der späteren Entwicklungszeit wurde dagegen so lange gemessen, bis die postembryonale Periode ganz abgeschlossen war: nach 154 Tagen ist das Schnabelwachstum und damit die Grössenentwicklung beendet. Dieser Zeitraum umfasst eine Strecke der Juvenilperiode; denn bei Vögeln mit exzessiver Schnabelbildung wächst dieses Organ nicht im Rhythmus der mit dem Flugvermögen zusammenhängenden Bildungsprozesse. Auch beim Brachvogel hat NOLL (1924) auf den späten Abschluss des Schnabelwachstums hingewiesen. Das allgemeine Körperwachstum und das des Gefieders ist mit 98 Tagen beendet. Diese Zeit darf als die eigentliche „Postembryonalzeit" angegeben werden. Während dieser ganzen Periode holte der junge Pelikan seine Nahrung aus dem Magen der Eltern, und es war ein erstaunliches Bild, den Kopf des gewaltigen Jungvogels im Vorderdarm der Alten verschwinden zu sehen. Dass es sich bei dieser Fütterung nicht um eine Entartungserscheinung des Lebens in Gefangenschaft handelt, zeigt die Bemerkung v. BERNATZIKS (1930, p. 20), der in einer

TABELLE 1.

Wachstum eines Rosenpelikans aus dem Zoolog. Garten, Basel, aus dem Ei geschlüpft am 19. Juni 1936.

Datum	Alter in Tagen nach Schlüpfen	Gewicht in kg	Länge d. Handschwingen in cm: 3 H.S.	4 H.S.	Länge des Schnabels in cm
28.VII.36	39	7,5	4,5	5,5	
6.VIII	48	10,6	12,5	13	
14. »	56	13,2	19	20	
21. »	**63**	**13,85**	25	25	
28. »	70	13,65	29	31	
3.IX	76	13,0	35,5	39	28,7
10. »	83	11,8	39,5	41	30,5
18. »	91	11,4	45,5	47,5	32,5
25. »	**98**	**10,9**	**46,5**	**48**	35
2.X	105	11,65	46	48	37,5
9. »	112	11,4	46	48	38,5
16. »	119	11,45	Länge jetzt konstant		39,5
23. »	126	11,95			40,5
30. »	133				41
6.XI	140				42
20. »	**154**				**43,5**
26. »	160				43,5
					Länge jetzt konstant
2.IV.37		12,1			

albanischen Brutkolonie des Krauskopfpelikans beobachtete, dass auch erwachsene Jungvögel ihre Nahrung aus dem Schlund der Alten holten. Abnorm und wohl der Haltung in Gefangenschaft zuzuschreiben ist indessen das Beibehalten dieser Fütterung während der Juvenilzeit: noch am 25. März 1937 sah man den jungen Pelikan aus dem Schlund der Eltern fressen.

Die Ergebnisse der Beobachtungen sind in der Tabelle 1 zusammengestellt. Die wichtigste Eigenart der Wachstumskurve unseres Pelikans ist der starke Gipfel in der 9. Woche (63. Tag), der ein Gewicht bezeichnet, das 2,75 kg über dem des schwersten Rosenpelikans im Basler Garten liegt. Das Gewicht zweier schwerer erwachsener Tiere beträgt 10,2 und 11 kg; Groebbels (1931) gibt nach Heinroth 6,8-11 kg an; die Gewichtskurve des Jungvogels steigt also weit über das Mittelgewicht der Art an. Es kann sich dabei nicht um eine zufällige Erscheinung handeln, die etwa durch ausnahmsweise reichliche Ernährung bedingt wäre; denn die Ontogenese der einzelnen Vögel verläuft viel zu gesetzmässig, als dass derartige Varianten möglich wären. Wer sich eingehend mit dem Wachstum der Vögel abgegeben hat, der weiss, in wie enge Grenzen diese arttypischen Vorgänge gebunden sind: jede auffällige Abweichung endet mit dem Tode des Jungvogels. Dass in unserem Falle ein normales „Übergewicht" vorliegt, wird auch durch die interessanten Feststellungen Cokers (1920) bestätigt. Er gibt für *Pelecanus occidentalis thagus* (Molina) der Peruküste an, dass die voll ausgewachsenen Jungen normalerweise etwas schwerer als die Altvögel seien. Einige Erwachsene wiegen 5,44-6,35, kg ein altes Exemplar sogar nur 4,19 kg, während das Gewicht eines Jungvogels 7,25 kg beträgt.

Dem allmählichen Sinken der Gewichtskurve unseres Jungvogels steht ein starker Anstieg der Kurven für das Wachstum der Handschwingen entgegen, die hier gleichsam stellvertretend den gewaltigen Prozess der Gefiederbildung dieses grossen Vogels darstellen. Die Annahme liegt nahe, dass der Gewichtsverlust mit den Aufbauprozessen des Eiweisstoffwechsels der Gefiederbildung in einem ursächlichen Zusammenhange stehe. Mit dem Abschluss des Federwachstums (98. Tag) erreicht auch die Gewichtskurve den tiefsten Stand, um sich dann nach geringfügigem Anstieg auf annähernd gleicher Höhe zu erhalten. Am 2. April 1937, also im Alter von fast 10 Monaten, wiegt der junge, grau-

braun gefärbte Pelikan 12,1 kg, also noch immer mehr als die schwersten Altvögel.

Der Einzelfall des Pelikans erscheint mir in mehrfacher Hinsicht interessant. Einmal zeigt er am Beispiel eines der schwersten flugfähigen Vögel, dass auch bei solchen gewichtigen Formen das früher hervorgehobene Gesetz der Vogelontogenese gilt: in etwa 100 Tagen erreicht der Pelikan das arttypische Gewicht und die volle Flugfähigkeit. Anderseits fügt sich der hier geschilderte Fall einer Reihe von anderen Vogelontogenesen bei, die alle das Phänomen eines „postembryonalen" Übergewichts zeigen. STRESEMANN hat (1927/34) bereits auf die weite Verbreitung dieser Erscheinung bei Nesthockern aufmerksam gemacht. Sie ist indessen nicht so allgemein beachtet worden, wie sie es verdient, da manche Beobachter der Vogelentwicklung mit ihren genaueren Messungen dann aufhören, wenn der Pflegling annährend das Gewicht der

TABELLE 2.

	Dauer der Postembryonalzeit	Zeit des postembr. Höchstgewichts in Tagen n. d. Schlüpfen	Postembryonales Höchstgewicht in g	Tiefster Stand des postembr. Gewichts	Mittelgewicht der Art in g	Beobachter
Pelikan	100	63	13850	10900	10000 11000	eig. Beob.
Tropikvogel: *Phaëton*	62	41	570	—	410	GROSS
Sturmvogel: *Oceanodroma* . . .	70	40	69,5	36	43	GROSS
Wellensittich . .	37	31	40	—	37	SCHWARZ
Rosenpapagei . .	35	27-35	49-60	—	43 ♂ 50 ♀	HAMPE
Schleiereule . . .	55	32-52	380 1. 370 2.	—	330	BUSSMANN
Turmfalk	35	25	216	160	200 ?	eig. Beob.
Blauracke	28	23	160	—	140	HEINROTH
Rauchschwalbe .	21	15	23	?	18	HEINROTH

Erwachsenen erreicht hat, sodass dann ein eventuelles Übergewicht gar nicht mehr registriert wird. Nur die Erfassung einer Postembryonalzeit als abgeschlossene Periode erschliesst dieses Phänomen des Höchstgewichtes vollständig. Die vorangehende Tabelle 2 stellt aus einer beträchtlichen Zahl sicherer Angaben einige Beispiele zusammen, die sich auf sehr verschiedene Vogeltypen beziehen und so Umfang und Verbreitung der Erscheinung demonstrieren.

Die Prüfung der postembryonalen Lebensweise zeigt, dass es sich bei diesem Uebergewicht nicht nur um einen Kurvengipfel in einer Zeit handelt, die dem Verlassen des Nestes unmittelbar vorausgeht; denn der Gipfel kommt auch in der mittleren Postembryonalzeit vor, in einer Periode, in der sich Bewegungsweise und Ernährungsart der Jungvögel nicht von der Zeit unmittelbar vor oder nach dem Höchstgewicht unterscheiden (Tropikvogel, Schleiereule, Pelikan, Schwalbe). Wie verschieden die Bedeutung des Phänomens im Leben der Vogelarten sein kann, illustriert der Umstand, dass bei den Sturmvögeln *(Tubinares)* der Altvogel oft die Jungen verlässt, nachdem sie dieses Höchstgewicht erreicht haben. Diese Jungen bleiben dann tagelang, beim Wanderalbatros monatelang allein, ohne Nahrung aufzunehmen. In solchen Fällen wäre man geneigt, die Ursache des Übergewichts lediglich in einer Reservemasse zu sehen, welche während dieser normalen Fastenzeit die Ernährung des Jungen sichert. Dem steht das Beispiel des Tropikvogels, des Pelikans und anderer Arten entgegen, bei denen die Fütterung bis zum Ende der Postembryonalzeit weiter geht, ohne eine Veränderung in der Nahrungsaufnahme während der Zeit des Höchstgewichtes. Der Umstand, dass bei einem so schweren Vogel wie dem Pelikan ein ähnliches Übergewicht auftritt, wie bei der leichten Schwalbe, nämlich ungefähr ein Viertel oder ein Fünftel des Gesamtgewichts, mag als ein vorläufiger Hinweis dafür dienen, dass der ganzen Erscheinung eine tiefere Bedeutung im postembryonalen Leben zukommt.

Ich hoffe, dass eingehende messende Untersuchungen, die ich gegenwärtig durchführe, gestatten werden, tiefer in den Ursachenkomplex dieses Übergewichtes einzudringen. Vorläufig sei nur darauf hingewiesen, dass die Untersuchungen von L. Kaufman an Tauben zeigen, wie einzelne Organe, vor allem die der Ernährung, ein postembryonales Gewichtsmaximum aufweisen, ob-

schon ein Übergewicht in der Kurve des Gesamtgewichts fehlt. So erreicht die Leber bei Tauben bereits am 7. postembryonalen Tag das Gewicht des Organs von Altvögeln; das Gewicht steigt aber bis zur 6. Woche weiter an, wo das maximale Lebergewicht erreicht wird. Nach der 7. Woche ist die junge Taube von den Eltern unabhängig: das Leberhöchstgewicht ist also ein typisch postembryonales Phänomen. Die weitere Analyse wird zeigen, wie weit auch in den hier aufgezählten Fällen von Übergewichten das heterogonische Wachstum einzelner Organe den Gipfel der Kurven bestimmt.

Ein postembryonales Höchstgewicht — das nicht mit Höchstgewichten verwechselt werden darf, die in der Juvenilphase auftreten können — findet sich, soweit mir zur Zeit sichere Angaben zugänglich sind, bei den folgenden Vogelordnungen:

Tubinares, *Accipitres*, *Steganopodes*, *Psittaci*, *Striges*, *Coraciae*, *Passeres*.

Es handelt sich also um Gruppen, die in der von mir (1935) aufgestellten Übersicht der Vogelontogenesen ausschliesslich den Typen 4-7 angehören. Wir können also vorläufig folgern, dass ein ausgesprochenes Maximalgewicht während der Postembryonalzeit ein Merkmal der evoluierten Ontogenesetypen ist und im Zusammenhang steht mit der bei diesen Vogeltypen sehr scharfen Abgrenzung der Postembryonalzeit als Lebensabschnitt.

ZITIERTE LITERATUR

1930. Bernatzik, H. A. *Das Buch vom Pelikan.* Seidel u. Sohn, Wien, 2. Aufl.

1920. Coker, R. E. *The Guano Birds of Peru.* Proc. U.S.A. Nat. Mus., vol. 56.

1932. Groebbels, F. *Der Vogel*, Bd. 1, Bornträger, Berlin.

1934. Kaufman, L. *Heterogonisches Wachstum und chemische Zusammensetzung der Leber bei Tauben.* Pflüger's Arch. ges. Physiol., Bd. 235.

1924. Noll, H. *Sumpfvogelleben*, Wien.

1935. Portmann, A. *Die Ontogenese der Vögel als Evolutionsproblem.* Acta biotheoretica, S. A., vol. 1.

1936. —— *Die Ontogenese der Vögel als Evolutionsproblem.* Verh. Schweiz. Nat. Ges., Solothurn.

1927-1934. Stresemann, E. *Aves*, in: Kükenthal's Handb. d. Zool., Bd. 7.

1935. Wendnagel, A. *Zuchterfolg beim Rosenpelikan im Zoo Basel.* D. Zool. Garten, N.F., Bd. 7.

Tome 44, nº 22. — Juillet 1937.

Mitgeteilt an der Generalversammlung der Schweizerischen Zoologischen Gesellschaft, in Zürich, den 3. und 4. April 1937.

Wirbelbildungen in den Federfluren der Vögel

von

Elisabeth GOESSLER

Kilchberg.

(Aus dem zoologisch-vergleichend anatomischen Institut der Universität Zürich.)

Mit 7 Textfiguren und 1 Tabelle.

Im Haarkleide der Säugetiere, sowie auch beim Menschen, sind verschiedene Haarrichtungen, sogenannte Ströme und Wirbelbildungen, innerhalb der primären cranio-caudalen Haarrichtung allgemein bekannt. Schwalbe (1912, S. 525) fand, dass „die verschiedenen Haarrichtungen erblich gewordene Anpassungserscheinungen an die verschiedenen Bewegungsformen der Säugetiere sind". Und Landauer (1926, S. 162) vermutet, dass die Haarwirbel, in Lage und Anzahl, von der besonderen Gestalt der Organe, auf denen sie liegen, abhängig seien.

Ähnliche Richtungsänderungen, wie sie die Haare der Säugetiere aufweisen, zeigen nun auch die Federn in den Federfluren der Vögel. Auch die Federn sind in einer genau geregelten und gesetzmässigen Art auf der Hautoberfläche angeordnet, welche mit den Untersuchungen von Nitzsch (1840) als Federfluren und Raine bekannt geworden sind, und die in jeder Ordnung und manchmal sogar Familie eine ganz spezifische Ausbildung aufweisen. Innerhalb dieser Fluren stehen die Federn wiederum in genauer geometrischer Anordnung, nämlich in sich kreuzenden Reihen und Linien (vergl. Schaub 1907). Eigentliche Wirbelbildungen aber, ähnlich jenen im Haarkleid der Säugetiere, sind, soweit mir aus der Literatur bekannt geworden ist, bis heute

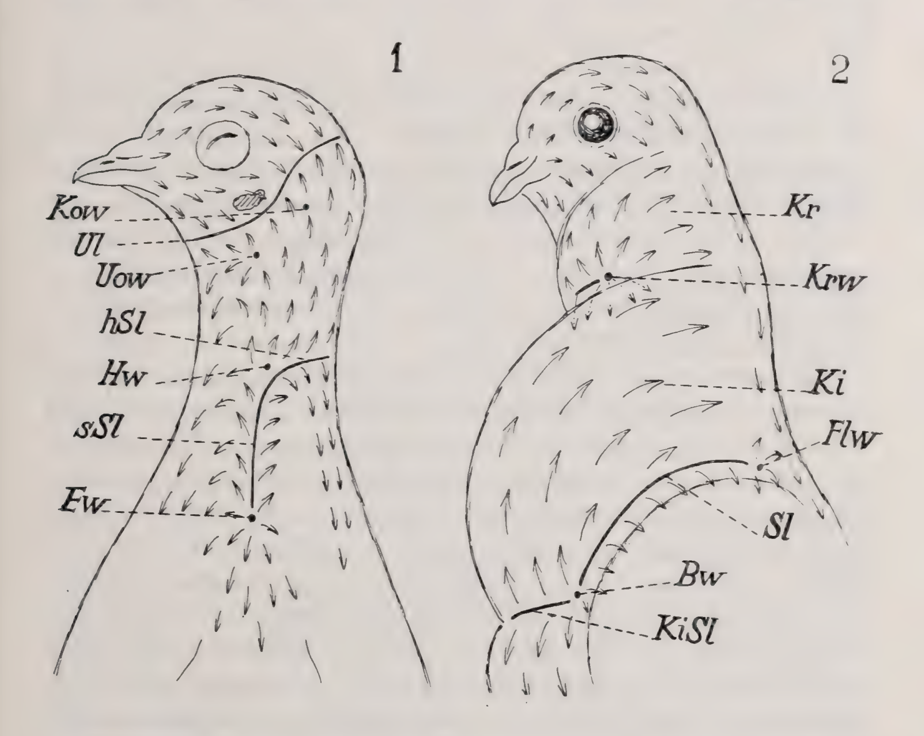
nicht näher beschrieben worden. Auf solche Wirbelbildungen wurde ich aufmerksam anlässlich meiner phänogenetischen Analysen aberranter Gefiederbildungen bei domestizierten Taubenrassen (Perückentaube und Chinesisches Mövchen) und ebenso bei der Holländerrasse des Kanarienvogels, über welche ich in einer anderen Arbeit ausführlich berichten werde.

Aber nicht nur bei domestizierten Vögeln kommen solche Federwirbelbildungen vor, sondern auch bei Wildvögeln, wie ich bei der Durchsicht der reichhaltigen Vogelsammlung des Zoologischen Museums der Universität Zürich feststellen konnte. Es handelt sich bei den Wildvögeln um genau dieselben Bildungen; nur liegen sie nicht an den entsprechenden Hautstellen, wie bei den untersuchten domestizierten Vogelrassen.

Wie die genaue phänanalytische Untersuchung dieser Rassen gezeigt hat, bestehen nun enge korrelative Beziehungen zwischen Form- und Grössenausbildung der Hautunterlage, nämlich des Skelett- und Muskelsystems, und der Gefiederentwicklung und -stellung, welche ihrerseits von der flächenhaften Entwicklung der Haut abhängig sind.

Ganz kurz seien hier die Wirbelbildungen bei den Taubenrassen erwähnt: Bei der Perückentaube befinden sich Federwirbel in paariger Anlage am Hinterkopf und an den Halsseiten (vergl. Fig. 1). Es sind dies die zwei „K o p f w i r b e l" über den Occipitalia, die allerdings nur an Embryonen und Nestjungen zu sehen sind; ferner die zwei „U n t e r o h r w i r b e l" unterhalb der Ohröffnung gegen die Kehle hin, dann die zwei „H a l s s e i t e n-w i r b e l" an der Stelle, wo die seitlich am Hals aufsteigende Scheitellinie in die horizontale Scheitellinie abbiegt und schliesslich die zwei „E n d w i r b e l", die Ausgangspunkte der seitlichen Scheitellinie oberhalb des Flügelansatzes. Von diesem Endwirbel aus zieht also je eine seitliche Scheitellinie gegen die Ohröffnung hinauf und biegt dann ungefähr auf halber Halshöhe im Halsseitenwirbel dorsal ab, so dass quer über das Genick aus der Vereinigung der rechts- und linksseitigen Scheitellinie eine horizontale Scheitellinie entsteht, oberhalb welcher alle Federn invertiert, cranial, gerichtet sind, was schon embryonal an den Neoptilpapillen zu sehen ist. Da wo die invertiert stehenden Federn der „Perücke" mit den normal gerichteten Federn des Kopfscheitels zusammenstossen, findet sich die Umschlagslinie. Diese Wirbel-

und Scheitelbildungen innerhalb der Federfluren des Hinterkopfes und Halses der Perückentaube sind bedingt durch ein gegenüber der normalen Feldtaube verstärktes Längenwachstum der Halswirbelsäule. Demgegenüber werden beim Chines. Mövchen die Wirbelbildungen durch ein verstärktes Breitenwachstum, nämlich der Brustregion, hervorgerufen, dadurch dass das Sternum breiter angelegt ist und ausserdem die Öffnungswinkel der Furcula und der Coracoidea vergrössert sind. Beim Chines. Mövchen ist nun (vergl. Fig. 2), in der Unterflur in der Nähe des Flügelbuges jederseits je ein „B r u s t w i r b e l" vorhanden. Diese beiden



Schematisierte Anordnung der Federwirbel- und Scheitelbildungen bei Haustaubenrassen.

FIG. 1. Perückentaube.

FIG. 2. Chinesisches Mövchen.

Zeichenerklärung: Bw = Brustwirbel; Ew = Endwirbel; Flw = Flügelwirbel; hSl = horizontale Scheitellinie; Hw = Halswirbel; Ki = Kissen; KiSl = Kissen-Scheitellinie; Kow = Stelle des Kopfwirbels; Kr = Kragen; Krw = Kragenwirbel mit Scheitellinie; Sl = Scheitellinie; sSl = seitliche Scheitellinie; Ul = Umschlagslinie; Uow = Unterohrwirbel.

Wirbel sind durch eine quer über die Brust ziehende Scheitellinie, die „K i s s e n s c h e i t e l l i n i e", miteinander verbunden. Oberhalb dieser sind alle Federn invertiert, d. h. gegen den Schnabel gerichtet und bilden das „Kissen". Von den Brustwirbeln aus zieht ausserdem noch jederseits eine Scheitellinie ungefähr dem Flügelrand entlang aufwärts bis zum Flügelansatz, wo sie dann im „F l ü g e l w i r b e l" endigt. An den Halsseiten, unterhalb der Ohröffnung gegen die Kehle hin gelegen, besitzt das Chinesische Mövchen noch je einen Wirbel, den „K r a g e n w i r b e l", der meistens gegen den Schnabel hin in eine kleine Scheitellinie ausgezogen ist und so zur Entstehung des Kragens Anlass gibt. Dieser Kragenwirbel dürfte mitbedingt sein durch die für die Mövchenrasse spezifische Kehlwamme, eine von der Mitte des Unterschnabels auf die Brust hinabziehende straff gespannte Haut, die ihrerseits wahrscheinlich wiederum mit der speziell kurzen Ausbildung des Schnabels und dem spezifisch kurzen Mövchen-Schädel und breiten Brustskelett in Zusammenhang steht.

Wie diese beiden Beispiele beweisen, stehen in der Tat bei domestizierten Vögeln die Federwirbel- und Scheitelbildungen in direkter Korrelation mit Längen- und Breitenveränderungen namentlich des Skelettsystems.

Interessanterweise treten nun bei Wildvögeln Wirbelbildungen fast ausschliesslich in der Gegend des Schnabelansatzes auf, also in jener Region, in welcher, bei der ungeheuer grossen Variabilität der Grössen- und Längenentwicklung des Schnabels, auch in allererster Linie Störungen und Änderungen der ursprünglichen Federanordnungen zu erwarten sind. Es können folgende vier Wirbel auftreten, die allerdings nur in ganz seltenen Fällen *(Gypaetus)* alle zugleich vorhanden sind (vergl. Fig. 3): 1. Ein paariger „O b e r s c h n a b e l w i r b e l", der links und rechts an der Basis des Oberschnabels, zwischen diesem und dem Auge zu finden ist, und der je nach der Schnabel- und Kopfform seine Lage innerhalb der „Zügelregion" und auch seine Gestalt etwas ändern kann, indem er manchmal in eine kleine Scheitellinie gegen das Auge hin ausgezogen ist. Dieser Oberschnabelwirbel ist fast bei allen Vögeln vorhanden. Sehr oft sind dessen invertierte, gegen den Schnabel gerichtete Federn borstenartig verändert und bilden die so häufig feststellbaren „Schnabelborsten" der Schnabelwurzel. 2. Ebenso typisch und häufig scheint ein unpaarer

„K i n n w i r b e l“ zu sein, der im Winkel des von den beiden Unterkieferästen eingefassten Hautbezirkes auftritt. 3. In sehr viel selteneren Fällen, namentlich dann, wenn infolge mächtigerer Entwicklung des Unterschnabels beiderseits auf den Unterkiefern selbst ein Hautbezirk von der hornigen Schnabelscheide spitzwinklig umgrenzt wird, tritt in diesem Unterschnabelwinkel, links und rechts, je ein „U n t e r s c h n a b e l w i r b e l“ auf. 4. Endlich, in Ausnahmefällen, kommt auf der Oberseite noch ein unpaarer, median gelegener „S t i r n w i r b e l“ vor. Abbildungen dieser Wirbel in ihrer spezifischen Ausbildung und Anordnung innerhalb der verschiedenen Vogelfamilien finden sich, obwohl sie im Text nirgends erwähnt sind, bei Swainson, Brehm, Reichenow, Stresemann, etc., überhaupt in allen ornithologischen Werken, die einigermassen sorgfältige Abbildungen enthalten.

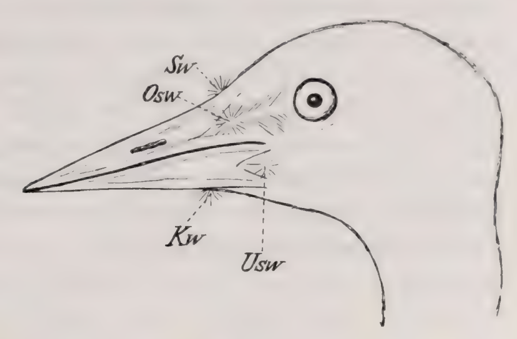


Fig. 3.
Schematisierte Anordnung der Federwirbel in der Schnabelregion bei Wildvögeln.

Zeichenerklärung: Kw = Kinnwirbel; Osw = Oberschnabelwirbel mit Scheitellinie; Sw = Stirnwirbel; Usw = Unterschnabelwirbel.

Während bei allen Vogelformen, die eine mehr oder weniger tauchende und unter Wasser schwimmende Lebensweise führen, wie z. B. die *Anseriformes*, *Colymbiformes*, *Procellariiformes*, *Sphenisciformes*, *Laridae*, einige *Charadrii* und *Ardeae*, diese Federwirbel nicht zu finden sind, da sie unter Wasser jedenfalls einen störenden Reibungswiderstand an der Kopfoberfläche hervorrufen würden, kommen sie sonst bei allen übrigen Ordnungen und Familien einzeln oder kombiniert vor. Kinn- und Oberschnabelwirbel, die beiden häufigsten, finden wir bei den *Coraciiformes* fast durchgehend bei allen Arten, wobei der Kinnwirbel speziell bei den *Caprimulgi (Podargus)*, offenbar in Korrelation zum sehr weiten Unterkieferwinkel, ganz besonders stark ausgeprägt ist (vergl. Fig. 4). Ebenso finden sie sich bei den *Cuculidae*, *Psittacidae*, *Musophagidae* und *Trichoglossidae*. Auch bei den *Galliformes* sind sie vorhanden. Die *Gruidae*, *Ciconiae* und *Pici* weisen neben diesen

beiden Wirbeln noch den Unterschnabelwirbel auf, vielleicht infolge der stärkeren und höheren Entwicklung des Unterschnabelansatzes. (Bei den Spechten dürfte vielleicht ausserdem noch der kräftigere Bau des musculus kerato-mandibularis, des Zungenmuskels, der sich hinten um den ganzen Schädel herum legen kann, am Zustandekommen der tiefsitzenden Kopfhaube beteiligt sein.) Ebenso ist der Unterschnabelwirbel bei den *Accipitres* und zum Teil bei den *Ratites* vorhanden. Bei diesen beiden Gruppen kann nun noch der seltene Stirnwirbel auftreten *(Gypaetus*, *Struthio*, *Casuarius*, *Apteryx)*.

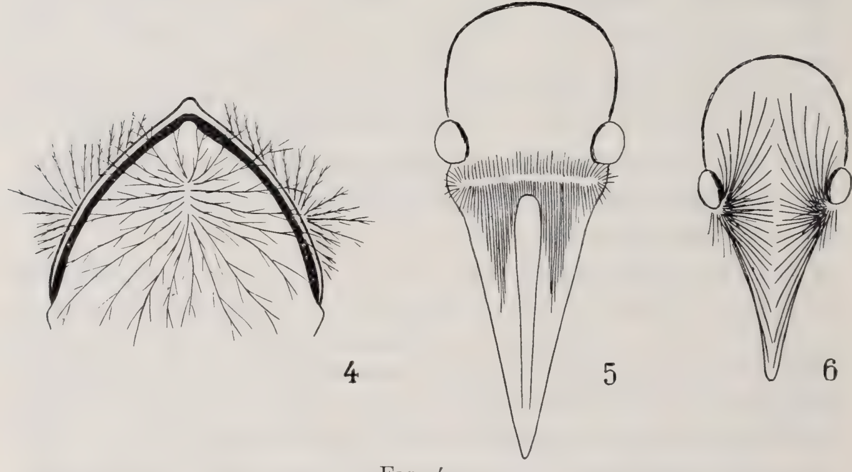


Fig. 4.
Kinnwirbel bei *Podargus*.
Schemat. Ansicht des Kopfes von unten.

Fig. 5.
Scheitellinie zwisch. Oberschnabelwirbeln bei *Corvus brachyrhynchus*.
Schemat. Ansicht des Kopfes von oben.

Fig. 6.
Helmhaube bei *Rupicola*, ausgehend von den beiden Oberschnabelwirbeln.
Schemat. Ansicht d. Kopfes von oben.

Auch bei den Wildvögeln können, analog dem, was wir bei den beiden Taubenrassen gefunden haben, Verbindungen der Wirbel durch Scheitellinien zustande kommen. Eine besonders schöne Scheitelbildung ist z. B. bei den *Corvidae*, speziell in der Gattung *Corvus* L. ausgebildet worden, wobei es zu einer direkten Verbindungslinie der beiderseits gelegenen Oberschnabelwirbel

quer über die Schnabelwurzel gekommen ist, z. B. *Corvus brachyrhynchus* (vergl. Fig. 5). Vor der queren Scheitellinie sind die Federn invertiert, gegen die Schnabelspitze gerichtet, und strukturell verändert, wobei sie flach die Schnabelwurzel und die Nasenlöcher überdecken. Bei anderen *Corvidae* ist die Scheitellinie nicht so ausgeprägt, vielmehr findet ein allmählicher Übergang der Stirnfedern aus der normalen, nach hinten gerichteten Lage in die invertierte, nach vorn gerichtete, statt, so dass über der eigentlichen „Störungszone" der Oberschnabelwurzelregion die Federn aufwärts gesträubt sind, wie z.B. bei der Gattung *Platysmurus* Rchb. Und hier setzt nun auch eine stärkere Entwicklung dieser aufwärts gerichteten Federn ein, so dass es zum Beginn einer „Nasenhaubenbildung" kommt, genau an derselben Stelle, wo wir auch bei einigen Haustaubenrassen die Bildung einer „Schnippe" beobachten können. Zur richtigen „Stirnhaube" entwickelt sich diese Nasenhaube sodann innerhalb der Gattung *Cyanocorax* Boie, während wir dann schliesslich bei *Cyanocitta* Strickl., *Platylophus* Sw., u.a.m. die typische „Kopfhaube" vor uns haben, wie sie in vielen Ordnungen der Vögel so zahlreich vorkommt und in ihren Einzelheiten bereits beschrieben worden ist (vergl. Swainson).

Auf der beigefügten Tabelle, die aber keinen Anspruch auf Vollständigkeit erhebt, habe ich versucht, eine übersichtliche Zusammenstellung über das Vorkommen der einzelnen Wirbel- und Haubenbildungen und der nackten Kopfstellen bei den verschiedenen Vogelgruppen zu geben.

Eine Haubenbildung anderer Art, die „Helm"-bildung, entsteht dadurch, dass die Ränder des Oberschnabelwirbels, ihre Aussenzonen, sagittal über der Kopfmedianen zusammenstossen, so dass die Federn sich hier gegeneinander aufrichten. Einen sehr schönen derartigen Helm besitzt z. B. *Rupicola* Briss. (vergl. Fig. 6), ebenso *Eurylaimus* Horsf. und *Turacus* Cuv., sowie viele Eulen und Papageien *(Stringops, Nestor)*.

Eine häufige Begleiterscheinung der Inversion, wie auch der Haubenbildung ist die strukturelle Veränderung der Federn. Bei der Inversion sind sie oft zu „Borsten" verwandelt (vergl. *Corvidae* und besonders *Capitonidae*). Diese Erscheinung deutet vielleicht darauf hin, dass in den Federpapillen, innerhalb der Störungszonen ein veränderter Differenzierungsprozess stattfindet, der ausserdem manchmal noch mit

einem veränderten Wachstumsimpuls, sehr oft mit einem gesteigerten, verbunden sein kann. Letzterer macht sich besonders bemerkbar in den verlängerten Haubenfedern; andererseits kann sich die Störung des normalen Wachstums aber auch in einer vollständigen Unterdrückung der Federbildung auswirken, sodass dann nackte oder nur spärlich befiederte Hautstellen auftreten. In der Tat finden sich auch innerhalb der *Corvidae* solche unbefiederte Stellen, nämlich nackte Köpfe z. B. bei *Gymnocorax* Sund und *Picathartes* Less. Bei den *Bucerotinae* wird die Haube immer kleiner bei Grösserwerden des Schnabels, bis sie schliesslich ganz verschwindet und an Kehle und Halsseiten sogar nackte Stellen auftreten. Ähnliches findet sich auch bei den Kakadus, wo neben der mächtigen Haubenbildung ebenfalls nackte Hautstellen um die Augen herum auftreten. Bei den Aras kommt überhaupt keine Haube mehr zur Ausbildung; die Gefiederentwicklung geht sogar so weit zurück, dass an den Kopfseiten sehr spärlich befiederte und ganz nackte Stellen auftreten.



Fig. 7.
Spinalwirbel bei *Leptoptilos javanicus*.

Es sieht also wirklich aus, als ob eine übermässige Entwicklung der Hautunterlage oder des Nachbarbezirkes entweder fördernd oder hemmend auf die Gefiederausbildung einzuwirken imstande sei.

Ausnahmsweise konnte ich beim Kropfstorch, *Leptoptilos javanicus* (Horsf.) einen Wirbel in der Spinalflur, oberhalb des Flügelansatzes, feststellen, dessen invertierte, cranial gerichtete Federn den sehr spärlich befiederten Hals leicht überdecken (vergl. Fig. 7). Man könnte vermuten, dass dieser dorsale Federwirbel in Korrelation zu der mächtigen Entwicklung des Kropfsackes stehe, dass er also wieder auf ähnliche Zusammenhänge hinweise zwischen Unterlage und angrenzendem Hautbezirk.

Tabelle.

Vorkommen der Federwirbel, Hauben und nackten Kopfstellen innerhalb der verschiedenen Vogelgruppen.

	Oberschnabelwirbel	Kinnwirbel	Unterschnabelwirbel	Stirnwirbel	Nasen-Stirnhaube	Haube am Hinterkopf	Totale Kopfhaube	Sagittale Helmhaube	Nackte Kopfstellen
Ratitae	*	*	*	*	—	—	—	—	*
Galliformes . . .	*	*	—	—	*	*	*	—	*
Falconiformes . .	*	*	*	*	—	*	—	—	*
Cinoniae	*	*	*	—	—	*	—	—	*
Ardeae	—	—	—	—	—	*	—	—	—
Gruiformes . . .	*	*	*	—	—	*	—	—	*
Limicolae . . .	Andeutung	*	—	—	—	*	—	—	—
Laridae	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Alcidae	—	—	—	—	—	*	—	—	—
Columbae . . .	—	—	—	—	*	*	*	*	—
Cuculiformes . .	*	—	*	—	—	—	*	*	*
Psittaciformes . .	*	*	—	—	*	*	*	Andeutung	*
Striges	*	*	*	—	—	*	—	Andeutung	—
Caprimulgi . . .	*	*	—	—	—	*	*	—	—
Cypseli	*	*	—	—	*	*	*	—	—
Trogones	*	*	*	—	—	—	—	*	—
Coraciae	*	*	—	—	*	*	*	—	*
Pici	*	*	*	—	—	*	*	—	—
Passeres	*	*	Andeutung	—	*	*	*	*	*
Sphenisciformes .	—	—	—	—	—	*	—	—	—
Procellariiformes .	—	—	—	—	—		—	—	—
Colymbiformes .	—	—	—	—	—	*	—	—	—
Steganopodes . .	—	—	—	—	Andeutung	*	—	—	*
Anseriformes . .	—	—	—	—	—	*	*	—	*

Als letztes seien noch die beiden Wirbel links und rechts am Hinterkopf des Kronenkranichs, *Balearica pavonina* (L.), erwähnt, welche die Krone mit den steifen, schraubig gewundenen Federn bilden. Diese Wirbel dürften ihrerseits durch die beiden starken Höcker, welche selbst nackt sind, hervorgerufen werden.

Diese Beispiele mögen genügen, um zu zeigen, dass tatsächlich eine Korrelation besteht zwischen Unterlage, speziell Schnabelansatzstelle, und Federentwicklung und -anordnung (Wirbelbildung).

LITERATURVERZEICHNIS

1911. Brehm, Alfr. *Tierleben*, 4. Aufl. *Vögel*, 4 Bde., bearbeitet von Otto zur Strassen. Leipzig u. Wien.

1926. Landauer, W. Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbungslehre, Bd. 42.

1840. Nitzsch, Ch. L. *System d. Pterylographie*, herausgegeben von H. Burmeister, Halle.

1913/14. Reichenow, A. *Handb. d. syst. Ornithol.*, Bd. 1 u. 2. Stuttgart.

1907. Schaub, S. *Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Ardeiden.* Zool. Jahrb. Anat., Bd. 25.

1912. Schwalbe, G. *Mitteilungen über die Haare, besonders über ihre Richtung.* In: Mitt. d. Philomat. Ges. in Elsass-Lothringen, Bd. 4, Heft 4, Jahrg. 1911.

1927. Stresemann, E. *Aves.* Handb. d. Zool., Bd. 7, 2. Hälfte. Berlin u. Leipzig.

1836. Swainson, W. *On the natural history and classification of birds.* In: The cabinet cyclopædia, 2 vols. London.

Tome 44, nº 23. — Juillet 1937.

Communication faite a l'Assemblée générale de la Société zoologique suisse, tenue a Zurich les 3 et 4 avril 1937.

La taille maximum de la Civelle du golfe de Gascogne

par

A. GANDOLFI-HORNYOLD

Fribourg.

Depuis bien des années j'étudie la Civelle du golfe de Gascogne et j'ai rencontré environ 6 individus des stades incolores V_B et VI_{A1}, qui mesuraient 89^{mm} après la fixation au formol.

On peut admettre une réduction de 1-$1^{mm}5$ par l'action de ce fixateur.

En étudiant des Civelles pêchées vers l'embouchure de l'Adour, près de Bayonne, le 29 décembre 1935, j'ai rencontré une Civelle du stade V_B qui mesurait un peu plus de 90^{mm}.

Feu le professeur Joh. Schmidt peu de temps après son retour de l'expédition de la « Dana » dans le Pacifique m'avait écrit qu'il avait rencontré des Leptocéphales de très grande taille dans le golfe de Gascogne.

Le Dr A. Vedel Täning qui étudie le matériel de la « Dana » depuis la mort du professeur Joh. Schmidt a bien voulu me communiquer, que la taille maximum des Leptocéphales pêchés dans le golfe de Gascogne au retour de l'expédition était de 90^{mm} et demi. Ce grand Leptocéphale avait été pêché le 17 juin 1930 à une profondeur de 70-80 mètres. Station Dana NO 46° 28′ N 01′ W.

Il y a deux réductions de longueur et de volume au cours de la vie de l'Anguille. La première a lieu au cours de la métamorphose du Leptocéphale en Civelle et la seconde pendant le développement du pigment chez la Civelle.

Strubberg a démontré que la réduction qui a lieu chez la Civelle au cours du développement du pigment est surtout influencée par la température de l'eau. Il en est sans doute de même pour la réduc-

tion pendant la métamorphose du Leptocéphale en Civelle. Le professeur L. Roule, du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, m'a très aimablement communiqué que la réduction qui a lieu pendant cette dernière métamorphose serait probablement d'environ 1 cm.

En tenant compte de l'action du formol, la Civelle de l'Adour de 90^{mm} et demi environ aurait eu une longueur de 92^{mm} environ à l'état vivant et probablement le Leptocéphale de cette Civelle aurait eu une taille d'environ 10 cm.

La Civelle de la Méditerranée est plus petite que celle du golfe de Gascogne et on attribue ce fait à la température plus élevée de l'eau au cours de la métamorphose du Leptocéphale en Civelle.

La grande Civelle de l'Adour ne pesait que 0,52 gr. et le poids maximum que j'ai rencontré pour la Civelle du golfe de Gascogne a été de 0,86 gr.

Tome 44, nº 24. — Juillet 1937.

Mitgeteilt an der Generalversammlung der Schweizerischen Zoologischen Gesellschaft, in Zürich, den 3. und 4. April 1937.

Beobachtungen über die Fortbewegung bei einigen grabenden Muscheln

von

Eva STOLL

Zürich.

(Aus dem zoologisch-vergleichend anatomischen Institut der Universität Zürich.)

Im Allgemeinen werden die Muscheln, speziell die im Sande lebenden Formen, zu den beinahe festsitzenden Tieren gerechnet. Im Sommer 1936 hatte ich Gelegenheit, bei einem Studienaufenthalt an der biologischen Station Roscoff (Dép. Finistère), einige lebende Muscheln, wie *Nucula nucleus* L., *Cardium edule* L. und *Donax vittatus* Da Costa, längere Zeit hindurch im Aquarium zu halten und die Art und Weise ihrer Fortbewegung zu beobachten. Durch die folgenden Ausführungen möchte ich zeigen, dass auch sie sich mehr oder weniger gewandt zu bewegen vermögen.

Nucula nucleus, um zuerst einen Vertreter der Protobranchia zu nennen, unterscheidet sich im Bau des Fusses von den meisten übrigen Muscheln, indem hier die ventrale Partie zu einer Sohle mit zusammenklappbaren Rändern ausgebildet ist. Diese Bildung, charakteristisch für die Ordnung der Protobranchia, wurde früher als Kriechsohle bezeichnet, entsprechend der Sohle der Gastropoden. Forbes und Hanley (1853) wollten ein richtiges Kriechen bei *Nucula* beobachtet haben. Um die Jahrhundertwende erschienen mehrere Arbeiten, zum Beispiel von Drew (1900), Vlès (1904) und später Morse (1913 und 1919), in denen eindeutig bewiesen wurde, dass auch bei den Protobranchiern der Fuss als Graborgan benützt wird. *Nucula nucleus* lebt vollständig im Sande eingegraben, so dass auch die Wirbel ständig mit einer Sandschicht von mehreren Millimetern bedeckt sind. Eine sichtbare Verbindung mit der

Aussenwelt, wie bei Formen mit langen Siphonen, zum Beispiel *Cardium edule*, konnte nicht festgestellt werden.

Grabbewegung: Wird ein Exemplar von *Nucula nucleus* mit dem Ventralrand auf den Sand gesetzt, streckt es nach einigen Minuten den Fuss mit zusammengeklappten Sohlenrändern aus und versenkt ihn in den Sand. Darauf breiten sich die Sohlenränder aus, um auf diese Weise einen festen Anker zu bilden. Dieses Ausbreiten der Sohle geschieht sehr wahrscheinlich durch Eindringen von Blut in die zahlreich zwischen die Muskelbündel eingelagerten Blutlakunen. Dabei mag auch Muskelarbeit eine Rolle spielen, wie dies FRAENKEL (1927) für die Soleniden feststellen konnte. Ziehen sich nun die Retraktoren des Fusses zusammen, so bleibt dieser im Sande verankert, und das ganze Tier wird nachgezogen, wobei es sich zuerst etwas nach vorn neigt, darauf nach hinten. So schneidet sich gewissermassen der ventrale Rand der Schale in den Sand ein. Nun schliessen sich die Sohlenränder, die bis anhin ausgebreitet waren und einen Augenblick den Schalenklappen dicht angelegen hatten. Der Fuss wird in die Schale zurückgezogen, und nach einer kurzen Ruhepause beginnt der Vorgang von neuem.

Diese Bewegungen folgen sich bei *Nucula nucleus* ziemlich rasch. Wenn den Tieren genügend Sand zur Verfügung steht, führen sie in der Minute 6-8 Stösse aus. Diese sind recht kräftig; denn schon nach 1-2 Minuten ist ein Tier vollständig eingegraben. Befinden sich die *Nuculae* auf einer dünnen Sandschicht, die nur ungefähr $^1/_2$ cm tief ist, werden die Bewegungen bedeutend langsamer ausgeführt. Es erfolgen in der Minute maximal 6 Stösse. Noch langsamer werden die Bewegungen, wenn die Tiere in ein Gefäss ohne Sand gelegt werden: es werden höchstens 4 Stösse pro Minute ausgeführt.

Wenden wir uns nun einem Vertreter der Eulamellibranchia, *Cardium edule*, zu. Diese Form lebt in der Gezeitenzone, im Sande vergraben. Zur Zeit der Flut steht sie durch die Öffnungen der beiden Siphonen, die die Sandoberfläche erreichen, mit der Aussenwelt in Verbindung; bei Ebbe zieht sie sich weiter in den Sand zurück. Setzt man ein ausgegrabenes Tier mit seinem Ventralrand auf den Sand, so verbleibt es zunächst einige Zeit regungslos. Das erste Lebenszeichen besteht in ziemlich häufigem Öffnen und Schliessen der Schalenklappen. Bald werden am Hinterende die beiden Siphonen sichtbar, wobei ein deutlich wahrnehmbarer

Wasserstrom aus der Egestionsöffnung ausgestossen wird. Nach einiger Zeit erscheint ventral, eher etwas vorn, die Fusspitze und gräbt sich mit raschen Pendelbewegungen in den Boden ein. Nun wird die ventrale Partie, offenbar durch Eindringen von Blut in die Blutlakunen, stark verdickt, und dadurch der Fuss im Boden verankert, so dass bei der darauf erfolgenden Kontraktion der Rückziehmuskeln das Tier in den Sand gezogen wird. Gleichzeitig schliessen sich die beiden Siphonalöffnungen und pressen sich die Schalenklappen aufeinander. Dadurch wird das in der Mantelhöhle vorhandene Wasser vorn heftig ausgestossen, wobei die in der Nähe befindlichen Sandpartikelchen aufgewirbelt werden. Dieser Vorgang wird von Fraenkel in der zitierten Arbeit auch für die Soleniden angegeben und so gedeutet, dass durch das Aufwirbeln der Sandteilchen der Boden gelockert werde, wodurch dem Tier das Eindringen erleichtert werde. Bei dem Nachziehen des Tieres in den Sand wird, wie bei der oben beschriebenen *Nucula*, zuerst das Vorderende eingesenkt. Darauf richtet sich das Tier wieder auf, wobei sich auf diese Weise der Ventralrand in den Boden einschneidet. Bei jeder dieser Bewegungen, die sich 2-4 mal in der Minute wiederholen, wird das Tier etwas tiefer in den Sand versenkt, bis es vollständig darin verschwunden ist und nur noch die beiden Siphonalöffnungen über die Oberfläche herausragen.

Die Fussbewegung beim Eingraben kann sowohl bei *Cardium edule*, wie auch bei *Nucula nucleus* in drei deutlich wahrnehmbare Abschnitte zerlegt werden:

1. Der Fuss wird ventral ausgestreckt und in den Sand versenkt.
2. Der ventrale Teil des Fusses wird im Boden verankert, indem er sich bei *Cardium edule* stark verdickt, und bei *Nucula nucleus* die Sohle ausgebreitet wird.
3. Die Rückziehmuskeln des Fusses kontrahieren sich und ziehen das Tier in den Sand nach.

Demnach ist die Grabbewegung bei *Nucula nucleus*, und, wie aus der Literatur hervorgeht, auch bei andern Protobranchiern, im Prinzip genau gleich wie bei den übrigen grabenden Muscheln. Der einzige Unterschied, in der zweiten Phase der Bewegung, entsteht lediglich durch die verschiedene Ausbildung der ventralen Fusspartie, die bei den Protobranchiern zu einer Sohle ausgebreitet

werden kann, während bei den meisten übrigen Muscheln der Fuss eine keilförmige Gestalt aufweist.

Das Aufrichten aus seitlicher Lage: Liegt die Muschel nicht, wie bisher angenommen, auf ihrem Ventralrand, sondern auf einer Schalenklappe, dann tritt bei *Cardium edule* nach einigem Öffnen und Schliessen der Schale der Fuss auf der Ventralseite aus. Seine Spitze biegt sich nach unten, tastet auf dem Sand herum und gräbt sich mit kleinen Pendelbewegungen in diesen ein. 1-2 mal in der Minute wird der Fuss in seinem ventralen Abschnitt verdickt. Gleichzeitig wird bei geschlossenen Siphonen und Schalenklappen das Wasser aus der Mantelhöhle gepresst, wodurch wiederum, wie bei der Grabbewegung, der Boden aufgelockert wird, und der Fuss sich leicht tiefer einsenken kann. Er zieht sich nicht mehr in die Schale zurück, sondern gräbt sich mit seinen Pendelbewegungen noch tiefer in den Sand ein, bis er ganz darin verschwunden ist. Nun wird er wiederum stark verdickt und im Boden verankert, worauf sich das Tier bei der darauf erfolgenden Kontraktion der Fussrückzieher mit einem plötzlichen Ruck auf seinen Ventralrand aufrichtet.

Bei *Nucula nucleus* geht das Aufrichten aus seitlicher Lage auf den Ventralrand in gleicher Weise vor sich wie bei *Cardium edule.* Der Fuss wird auf der Ventralseite, ungefähr in der Mitte des ventralen Schalenrandes, ausgestreckt. Er biegt nach unten um und gräbt sich in den Sand ein. Darauf wird die Sohle ausgebreitet und der Fuss durch plötzliche Kontraktion der Rückzieher gestreckt. Nach 5-6 solchen Bewegungen gelingt es dem Tiere meistens, sich aufzurichten. Nun ist es ihm ein Leichtes, sich in der gewöhnlichen Art und Weise einzugraben.

Es erfolgt somit das Aufrichten aus seitlicher Lage in die Ausgangsstellung für das Graben bei den beobachteten Muscheln im Prinzip auf die gleiche Weise, und es lassen sich dieselben drei Phasen wie beim Graben feststellen: Ausstrecken und Einsenken des Fusses in den Sand, Verankern im Boden und Strecken des Fusses durch Kontraktion der Rückziehmuskeln (allmähliges Aufrichten).

Aufrichten aus anderen Stellungen: Bedeutend mehr Schwierigkeiten bereitet es den Tieren, sich aus anderen Stellungen auf den Ventralrand zu drehen. Legt man ein Exemplar von *Nucula nucleus* zum Beispiel auf die Wirbel, wird die Fusspitze

zunächst am Vorderende ausgestreckt; sie tastet auf der Sandoberfläche herum, um einen Halt zu suchen. Darauf zieht sie sich wiederum zurück. Nach mehrmaligem Wiederholen dieses Vorganges erscheint nun der Fuss ganz aus der Schale und breitet beim Zurückziehen die Sohle aus, deren Ränder sich den Schalenklappen dicht anlegen, um so bis an das Hinterende zu gleiten. Findet der Fuss auch dort keinen Halt, um sich zu verankern, gibt das Tier nach einigen vergeblichen Versuchen seine Bemühungen auf und bleibt regungslos liegen. Errichtet man dagegen am Vorderende einen kleinen Sandhaufen, so dass der Fuss sich darin verankern kann, gelingt es dem Tiere bald, sich aufzurichten.

Wird eine *Nucula* auf ihre hintere Fläche gesetzt, so dass auch die Wirbel auf dem Sande liegen, wird der Fuss am Hinterende ausgestreckt, wo er sich zu verankern sucht. Gelingt dies nicht, so gleitet er mit ausgebreiteter Sohle nach vorn, wobei er den aufgeschaufelten Sand seitlich über die Schale wirft. So entsteht jederseits ein kleiner Sandwall. Im günstigsten Fall gelingt es dem Tier, sich bei diesen Bewegungen auf die Seite zu werfen, aus welcher Stellung es sich leicht aufrichten kann. Meist jedoch bleibt es hilflos liegen.

Etwas häufiger gelingt es *Cardium edule* sich von den Wirbeln auf den Ventralrand aufzurichten, was wiederum auf dieselbe Weise geschieht, wie bei *Nucula.* Auf das Hinterende gesetzt, vermag auch *Cardium* nicht, sich aufzurichten.

Dagegen kann sich eine andere Muschelform, *Donax vittatus*, aus jeder Stellung mit Leichtigkeit auf den Ventralrand bewegen, vermöge des sehr grossen und äusserst beweglichen Fusses.

Es kann aber auch vorkommen, dass Muscheln, insbesondere Formen, die in der Gezeitenzone leben, auf sandarmen oder felsigen Grund geschleudert werden, oder sogar aus dem Wasser kommen. Aber auch in diesen ungünstigen Situationen sind sie nicht hilflos. Einige sind imstande, sich recht gewandt fortzubewegen, was durch eine kriechende Vorwärtsbewegung oder durch eine hüpfende, oder besser schnellende Rückwärtsbewegung geschehen kann.

Kriechbewegung: Die kriechende Bewegung konnte bei *Donax vittatus* besonders gut beobachtet werden. Dies ist eine ausserordentlich bewegliche kleine Muschel. Sie vermag sich innerhalb einer halben Minute vollständig einzugraben, kann sich aus allen Stellungen in die günstigste Lage bewegen und kriecht und

hüpft äusserst gewandt. Bei der Kriechbewegung erscheint der Fuss am Vorderende des Tieres, wird weit ausgestreckt, so dass er zuletzt ungefähr die Länge der Schale erreicht hat. Darauf wird die nach vorn gerichtete Spitze stark verdickt, und dadurch saugt sie sich gewissermassen am Boden fest. Werden nun die Retraktoren des Fusses kontrahiert, bleibt die Fusspitze an Ort und Stelle, und das Tier wird ihr nachgezogen. Der Fuss wird nun nicht mehr in die Schale zurückgezogen, sondern streckt sich sogleich von neuem nach vorn aus, und der Vorgang wiederholt sich. Durch dieses Kriechen vermag sich *Donax* ziemlich rasch fortzubewegen, da er bei jedem Stoss um ungefähr einen Drittel seiner Schalenlänge nach vorn gezogen wird, und da die Stösse dicht aufeinander folgen; in 3 Sekunden erfolgen 2 solcher Bewegungen.

Das Vorwärtskriechen geschieht somit wiederum durch dieselbe Bewegung wie das Graben und das Aufrichten, nur dass hier der Fuss nach vorn gestreckt wird, während er bei der Grabbewegung ventral aus der Schale austritt.

Hüpfbewegung: Das Auffälligste an *Donax vittatus* ist zweifellos die eigentümliche hüpfende Fortbewegung, durch die das Tier ausserordentlich rasch nach rückwärts geschnellt wird. Sogar, wenn die Tiere sich ausserhalb des Wassers befinden, oder wenn sie in der Hand gehalten werden, springen sie. Bei dieser Bewegung wird der Fuss ebenfalls nach vorn ausgestreckt, bis er die Länge der Schale erreicht hat. Nun aber wird die Spitze nicht verdickt, sondern nach unten umgeschlagen, so dass sie sich auf den Boden stemmen kann. Darauf wird der Fuss plötzlich gestreckt, und das Tier schnellt um einen Drittel seiner Schalenlänge nach rückwärts. Diese Bewegung wird sehr rasch ausgeführt, in 2 Sekunden erfolgen 3 Stösse, so dass ein Tier in 2 Sekunden um seine Länge nach hinten bewegt wird. Nach 10 bis 12 Stössen wird eine Ruhepause von einer bis mehreren Minuten eingeschaltet, worauf sich der Vorgang wiederholt. Drew (1900) konnte bei *Solenomya velum* und *Yoldia limatula*, zwei Vertretern der Protobranchia, eine entsprechende Bewegung feststellen. Auch hier wird der Fuss nach vorn ausgestreckt und seine Spitze unter die Schale gebogen. Die ausgebreitete Sohle stemmt sich auf den Boden. Darauf wird der Fuss gestreckt und das Tier nach rückwarts geschnellt.

Auch bei *Nucula nucleus* kann eine solche Bewegung beobachtet werden. Liegt ein Exemplar in einem Gefäss ohne Sandgrund,

streckt es zunächst den Fuss auf der Ventralseite aus, nicht vorn wie *Donax*. Die ventrale Fusspartie wird darauf nach unten unter die Schale umgeschlagen und stemmt sich auf den Boden des Gefässes. Bei dem Strecken des Fusses vermag sich das Tier jedoch nicht von Ort und Stelle zu bewegen, sondern es dreht sich nur etwas um die dem Boden aufliegenden Wirbel, indem der Ventralrand ein wenig gehoben wird. Eine wirkliche Fortbewegung kommt nicht zustande, da das Tier offenbar zu schwer ist, hat doch, bei einer Gesamtlänge und- höhe von 10 bis 11 mm, jede Schalenklappe eine Dicke von ca. 1 mm. Der zarte Fuss ist zu schwach, um das Tier zu heben. Doch ist im Prinzip diese Bewegung dieselbe wie die hüpfende bei *Donax*, *Solenomya* und *Yoldia*.

Zum Schluss möchte ich noch erwähnen, dass die beobachteten Muscheln sich sehr lange ausserhalb des Wassers aufhalten können, ohne Schaden zu nehmen. Einige Exemplare von *Cardium edule* waren während dreier Tage in vollständig trockenem Sand. Kaum aber wurden sie ins Wasser zurückgebracht, zeigten sie die ersten Lebenszeichen durch häufiges Öffnen und Schliessen der Schalenklappen. Nach einigen Minuten gruben sie sich in den Sand ein und blieben noch wochenlang am Leben.

Zusammenfassung: Es sind somit die erwähnten Muschelarten, die alle im Sande vergraben leben, nicht so unbeweglich, wie man gemeinhin annimmt. Sie sind alle gewandt im Eingraben. Bei allen beobachteten Formen ist die Grabbewegung übereinstimmend. Die Ausgangsstellung ist das Stehen auf dem Ventralrand. Befindet sich die Muschel in einer anderen Stellung, versucht sie sich auf den Ventralrand zu drehen. Bei Formen, wie *Donax vittatus*, ist dies in allen Fällen möglich, andere, wie *Nucula nucleus* und *Cardium edule*, sind mehr oder weniger hilflos, wenn sie auf das Hinterende oder auf die Wirbel gesetzt werden. Geraten Muscheln auf einen Untergrund, wo ihnen das Eingraben unmöglich ist, versuchen sie wieder in eine günstigere Umgebung zu gelangen. Dies geschieht entweder durch eine kriechende Vorwärtsbewegung, die der Grabbewegung entspricht, oder durch eine hüpfende Rückwärtsbewegung.

Eine etwas ausführlichere Darstellung dieser Verhältnisse mit schematischen Abbildungen wird in den „Travaux de la Station Biologique de Roscoff" veröffentlicht werden.

ANGEFÜHRTE LITERATUR

1900. Drew, G. A. *Locomotion in Solenomya and its Relatives.* Anat. Anz., Bd. 17.

1848-53. Forbes, E. and Hanley, S. *A history of British Mollusca and their shells.* London.

1927. Fraenkel, G. *Die Grabbewegungen der Soleniden.* Z. vergl. Physiol., Bd. 6.

1913. Morse, E. S. *Observations on living Solenomya.* Biol. Bull. Woods Hole, vol. 25.

1919. —— *Observations on living Lamellibranchs of New England.* Proc. Boston Soc. Nat. Hist., vol. 35, nº 5.

1904. Vlès, F. *Locomotion de la Nucule.* Bull. Soc. Zool. France, t. 29.

Tome 44, nº 25. — Juillet 1937.

COMMUNICATION FAITE A L'ASSEMBLÉE GÉNÉRALE DE LA SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE, TENUE A ZURICH LES 3 ET 4 AVRIL 1937.

Sur quelques Strigéidés

(Notes préliminaires)

par

Georges DUBOIS

Famille: *Strigeidae* Railliet, 1919.

Apharyngostrigea repens (Chase, 1921), syn. *Holostomum repens* Chase.

Ophiosoma patagiatum (Crep., 1846), syn. *O. wedlii* Szidat, 1928, type du genre (d'après matériel original, Mus. Zool. Greifswald: Act. Cat. II, Nr. 25667 et 25668). *Holostomum patagiatum* Crep. ne devait pas être considéré comme « nomen nudum », étant suivi d'une indication explicite (art. 21 et 25 R.I.N.Z.).

Strigea baylisi n. sp., de *Carphibis spinicollis* Jameson, Australie. Long.: 1,07-2,55 mm; atrium génital profond de 150 à 235 μ, à anneau musculaire (« Ringnapf ») bien développé; cône génital plus grand que l'ovaire; œufs: 97-106/62-76 μ.

Strigea glandulosa n. sp., de *Haliastur sphenurus* Gould, Australie. Long.: 1,5-1,9 mm dont les ⅔ pour le segm. post.; glande protéolytique extraordinairement développée; cône génital massif; œufs: 96/65-70 μ.

Strigea nicolli n. sp., de *Burhinus grallarius* Lath., Australie. Long.: 0,72-1,56 mm; atrium génital à anneau musculaire très faible, complètement occupé par le cône subégal à l'ovaire; œufs: 94-98/58-65 μ.

Strigea sphaerocephala (Westrumb, 1823, nec Brandes, 1888), syn. *S. unciformis* Szidat, 1928, nec Rudolphi, 1819 (d'après matériel type, Zool. Mus. Univ., Berlin, no. 1359, « *Amphisto-*

mum unciforme Rud., de *Oriolus cristatus*, Brasilien, Natt. S. » est une jeune femelle d'Acanthocéphale !).

Strigea suttoni n. sp., de *Grallina picata* Lath., Australie. Long.: 0,92-1,68 mm ; atrium génital étroit, profond de 70 à 125 μ, à anneau musculaire peu développé; cône génital subégal à l'ovaire; œufs: 90-117/60-72 μ.

Apatemon fuhrmanni n. sp., de *Cygnus olor* (Gm.), Suède. Long.: 2,46-2,85 mm; cône génital très développé, atteignant le $^1/_4$ de la longueur du segm. post. qui est 2 fois plus long que le segm. ant.

Apatemon globiceps nom. nov. pro *A. sphaerocephalus* (Brandes, 1888, nec Westrumb) Szidat, 1928 [*vide supra:* cf. art. 31 R.I.N.Z.).

Apatemon intermedius (Johnston, 1904), syn. *Hemistomum intermedium* Johnston.

Cardiocephalus physalis (Lutz, 1926), syn. *Strigea physalis* Lutz.

Cotylurus gallinulae (Lutz, 1928), syn. *Strigea gallinulae* Lutz.

Cotylurus pileatus (Rudolphi, 1802), syn. *Cotylurus variegatus* (Crep., 1825) Szidat, 1928, *Amphistoma variegatum* Crep. (d'après matériel Zool. Mus. Univ., Berlin, n°s 1394 et 3097).

Nematostrigea hepatica n. sp., syn. *N. serpens* Sandground, 1934, nec Nitzsch, 1819 (d'après matériaux originaux des deux espèces).

Famille: *Diplostomidae* Poirier, 1886.

Adenodiplostomum n. g. pour *Hemistomum triangulare* Johnston, 1904 = *A. triangulare* (Johnston), espèce type.

Diplostomum alarioides n. sp., de *Lutra ? brasiliensis* Zimm., Brésil. Long.: 1,05-1,60 mm; arqué à 90°; segm. post. plus long que le segm. ant.; organe tribocytique grand, à bord ant. compris entre le ¼ et la ½ du premier segment; œufs: 79-102/48-60 μ.

Diplostomum baeri n. sp., de *Stercorarius longicaudatus* Vieill. et *St. parasiticus* (L.), Genève. Long.: 0,83-1,78 mm, segm. post. plus court que le segm. ant.; ovaire latéral, au début du segm. post.; testicule ant. claviforme; v. buccale plus petite que la v. ventrale; organe tribocytique: 145-270/120-225 μ.

Diplostomum commutatum (Diesing, 1850), syn. *Hemistomum commutatum* Dies., *Amphistoma pileatum* Bremser, 1824, nec Rudolphi, 1802.

Diplostomum variabile (Chandler, 1932), syn. *Proalaria variabilis* Chandler.

Hysteromorpha compacta (Lutz, 1928), syn. *Alaria compacta* Lutz.

Lophosicyadiplostomum nephrocystis (Lutz, 1928), syn. *Neodiplostomum (= Triplostomum) nephrocystis* Lutz.

Neodiplostomum [1] Railliet, 1919 est subdivisé en deux sous-genres: a) *Neodiplostomum* n. sg.: absence de cône génital; testicule antérieur asymétriquement développé [2]. Type: *N. spathulaeforme* (Brandes [3], 1888); *N. spathoides* n. sp., syn. *Diplostomum spathula* Brandes, 1888, nec Creplin, 1829 (d'après matériel original, Mus. Vienne nº 559); *N. cochleare* (Krause); *N. ellipticum* (Brandes); *N. lucidum* La Rue et Bosma; *N. krausei* n. sp., syn. *Hemistomum attenuatum* Krause, 1914, nec v. Linstow, 1906 (d'après matériel original); *N. pseudattenuatum* Dubois, syn. « *Hemistomum spathula* Dies. » Brandes, 1888; *N. paraspathula* Noble, et 7 espèces nouvelles:

Neodiplostomum inaequipartitum n. sp., de *Buteo buteo* (L.), Europe. Long.: 1,51-2,09 mm; limite des vitellogènes: 19-37/100 et situation de la v. ventrale: 46-52/100 du segm. ant. $1^3/_5$ à 2 fois plus long que le segm. post. ovoïde; œufs: 84-96/55-65 μ.

Neodiplostomum obscurum n. sp., de *Milvus milvus* (L.), Europe. Long.: 1,03-1,36 mm; limite des vitellogènes: 11-27/100 et situation du bord ant. de l'organe tribocytique: 22-45/100 du segm. ant. ovale, toujours plus court que le segm. post. subcylindrique à ellipsoïde; œufs: 77-94/53-62 μ.

Neodiplostomum conicum n. sp., de *Asio accipitrinus* (Pall.), *Syrnium hylophylum* Temm. et *Accipiter pectoralis* (Bonap.), Brésil.

---

[1] D'après les matériaux originaux, *Neodiplostomum butasturinum* (Tubangui, 1932), syn. *Proalaria butasturina* Tubangui et *Neodiplostomum canaliculatum* (Nicoll, 1914), syn. *Hemistomum canaliculatum* Nicoll, doivent être attribués à ce genre.

[2] Seule exception sur 15 espèces: *N. cochleare* (Krause).

[3] D'après correspondance particulière reçue du Dr G. Brandes, cette forme est très semblable, sinon identique, à *Diplostomum spathula* Brandes, nec Creplin [cf. *N. spathoides* Dubois].

Long.: 1,53-1,72 mm; limite des vitellogènes: 17-21/100 et situation de la v. ventrale (plus grande que la v. buccale): 30-43/100 du segm. ant. oviforme, plus long que le segm. post. conique; deux amas latéraux de follicules en arrière des testicules et n'atteignant pas l'extrémité du corps; œufs: 67-77/43-53 μ.

Neodiplostomum travassosi n. sp., de *Scops cristatus* (Daud.), *Syrnium perspicillatum* (Lath.) et *Strix* sp., Brésil. Long.: 1,17-1,72 mm; limite des vitellogènes: 16-24/100 et situation de la v. ventrale (plus grande que la v. buccale): 45-56/100 du segm. ant. lancéolé, 2 fois plus long que le segm. post. cylindrique ou ellipsoïde; œufs: 67-96/42-62 μ.

Neodiplostomum biovatum n. sp., de *Parabuteo unicinctus* (Temm.), Brésil. Long.: 0,75-0,93 mm; limite des vitellogènes: 37-41/100 et situation de la v. ventrale (égale ou plus petite que la v. buccale): 51-60/100 du segm. ant. ovale et subégal au segm. post. ovoïde.

Neodiplostomum microcotyle n. sp., de *Hypomorphnus urubitinga* (Gm.) et *Micrastur semitorquatus* (Vieill.), Brésil. Long.: 1,17-1,50 mm.; limite des vitellogènes: 14-38/100 et situation de la v. ventrale (39-48/39-50 μ): 40-52/100 du segm. ant. oblong, 2 fois plus long que le segm. post.; v. buccale: 37-48/42-55 μ; œufs: 82-103/50-65 μ.

Neodiplostomum rhamphasti n. sp., de *Rhamphastos erythrorhynchus* Gm., Brésil. Long.: 1,75 mm; limite des vitellogènes: 22/100 et situation de la v. ventrale (plus grande que la ventouse buccale): 52/100 du segm. ant. lancéolé, plus de 2 fois plus long que le segm. post.; œufs: 66-72/41-46 μ.

b) *Conodiplostomum* n. sg.: présence d'un cône génital; les deux testicules sont symétriquement développés [1]. Type: *Neodiplostomum spathula* (Creplin., 1829), syn. *Neodiplostomum pseudospathula* e. p. Ciurea, 1928 [d'après matériaux types: Mus. Zool. Greifswald: Act. Cat. II, Nr. 25646, XIVα 1 C, hôte *Falco nisus* L., et Collection Ciurea]; *N. brachyurum* (Nicoll, 1914); *N. perlatum* Ciurea, 1929, et 4 espèces nouvelles:

[1] Seule exception sur 7 espèces: *N. perlatum* Ciurea.

Neodiplostomum australiense n. sp., de *Baza subcristata* Gould, Australie. Long.: 1,53-1,65 mm; limite des vitellogènes: 33-37/100 et situation de la v. ventrale (subégale à la v. buccale ou plus grande): 49-60/100 du segm. ant. 2 fois plus long que le segm. post.; organe tribocytique subrectangulaire.

Neodiplostomum palumbarii n. sp., de *Accipiter gentilis* (L.), Europe, syn. *N. pseudospathula* e. p. Ciurea, 1928 [d'après matériaux types: Mus. Zool. Greifswald, *id.*, XIVα 1 G, hôte *Falco palumbarius* L., et Collection Ciurea]. Long.: 1,86-2,50 mm.; limite des vitellogènes: 19-26/100 et situation de la v. ventrale (plus grande que la v. buccale): 34-44/100 du segm. ant. 2 fois plus long que le segm. post.; organe tribocytique: 400-575/160-200 μ; œufs: 80-108/48-77 μ.

Neodiplostomum acutum n. sp., de *Circus macrourus* (Gm.), Syrie. Long.: 1,28-1,84 mm; limite des vitellogènes: 20-35/100 et situation de la v. ventrale (plus grande que la v. buccale dont le diamètre est inférieur à 40 μ): 40-48/100 du segm. ant. appointi, 1 à 1½ fois plus long que le segm. post.; œufs: 94-103/58-69 μ.

Neodiplostomum sarcorhamphi n. sp., de *Sarcorhamphus gryphus* L. Long.: 2,52 mm; limite des vitellogènes au niveau de l'œsophage; situation de la v. ventrale: 40/100 du segm. ant. 1½ fois plus long que le segm. post.; œufs: 87-112/56-62 μ.

Tylodelphys Dies., 1850, a la priorité sur *Prodiplostomum* Ciurea 1933 [art. 27 *b* R.I.N.Z., le développement des deux espèces incluses dans ce genre par Diesing ayant été réalisé expérimentalement par Ciurea, 1928 (cas similaire: *Diplostomum* v. Nordm., 1832)]. Type: *T. clavata* (v. Nordm., 1832) Dies., 1850; *T. excavata* (Rud., 1803) Szidat, 1935; *T. americana* (Dubois, 1936); *T. elongata* (Lutz, 1928); *T. conifera* (Mehlis, 1846) mihi (d'après matériel type: Zool. Mus. Univ., Berlin, nº 5804 et matériel nouveau de *Podiceps cristatus* L.). Long.: 0,41-0,97 mm; diamètre transversal du testicule ant.: 245-360 μ; distance de la v. ventrale au bord ant. de l'organe tribocytique: 0-48 μ; limite des vitellogènes: 26-33/100 et situation de la v. ventrale: 50-60/100 du segm. ant.

Posthodiplostomum orchilongum (Noble, 1936), syn. *Neodiplostomum orchilongum* Noble.

Posthodiplostomum australe n. sp., de *Botaurus poiciloptilus* Wagl., Australie. Long.: 0,76-1,15 mm; diamètre longitudinal du pharynx inférieur à celui de la v. buccale plus petite que la v. ventrale; limite des vitellogènes (en amas compact, subrectangulaire autour de l'organe tribocytique: 41-48/100 du segm. ant. $1^1/_3$ à $2^1/_3$ fois plus long que le segm. post.; œufs: 80-91/52-62 μ.

Posthodiplostomum macrocotyle n. sp., de *Rhynchops nigra* L., Brésil. Long.: 0,89-1,17 mm; segm. ant. 1½ à 2 fois plus long que le segm. post.; v. ventrale: 60-64/70-77 μ, rapprochée de l'organe tribocytique; vitellogènes (limite ant.: 34-46/100) atteignant la bourse copulatrice; œufs: 77-89/50-57 μ.

Posthodiplostomum nanum n. sp., de *Butorides virescens* (L.), Brésil. Long.: 0,42-0,59 mm; segm. ant. largement ovale, un peu plus long que le segm. post. subfusiforme ou subconique; ovaire à la limite des deux parties; testicule ant. ovoïde et latéral; œufs: 62-76/42-48 μ.

Posthodiplostomum oblongum n. sp., de *Botaurus poiciloptilus* Wagl., Australie. Long.: 2,37-2,67 mm; diamètre longitudinal du pharynx supérieur à celui de la v. buccale plus petite que la v. ventrale; segm. ant. oblong, $1^3/_5$ à $2^2/_5$ fois plus long que le segm. post. claviforme; vitellogènes (limite ant.: 76/100) très denses dans ce dernier, jusqu'au centre du testicule post.

Crassiphiala prosocotyle (Lutz, 1928), syn. *Conchogaster prosocotyle* Lutz.

Nous proposons le nom de *Posthodiplostomulum* pour désigner les métacercaires du genre *Posthodiplostomum* Dubois, 1936. Type: *Posthodiplostomulum cuticola* (v. Nordm., 1832); *P. van-cleavei* (Agersborg, 1926), syn. *P. oneidensis* (v. Cleave et Mueller, 1932) ?; *P. grandis* (v. Cleave et Mueller, 1932). Elles se distinguent nettement des métacercaires du type *Neascus* s. str. ou larves du genre *Crassiphiala* v. Haitsma [ssf. *Crassiphialini* Dub., 1936] par la possession d'une bourse copulatrice dévaginable (cf. caractères anatomiques de différenciation des adultes).

Abréviations utilisées: ant. = antérieur; post. = postérieur; segm. = segment (du corps); v. = ventouse.

Tome 44, n° 26. — Juillet 1937.

Mitgeteilt an der Generalversammlung der Schweizerischen Zoologischen Gesellschaft, in Zürich, den 3. und 4. April 1937.

Die gegenseitige Beeinflussung der Erbfaktoren für Haarlosigkeit und Welligkeit bei der Hausmaus *(Mus musculus)*

(Vorläufige Mitteilung)

von

Lorna THIGPEN DAVID

Agric. Exp. Station, Storrs, Conn., U.S.A.
und
Anatom.-physiol. Institut der E.T.H., Zürich.

Bei der Hausmaus gibt es zwei Mutationen, die Haarlosigkeit verursachen. Die eine davon ist rezessiv (Brooke, 1926). Bei Tieren, die für diese Mutation homozygot sind, entsteht das erste Haarkleid; die Haare fallen aber dann sofort aus, weil ihre Wurzeln missgebildet sind. Später bilden einige der Follikel neue Haare, während andere degenerieren und in solch grosser Zahl Zysten liefern, dass die Haut dick und faltig wird. Die zweite haarlos-Mutation ist dominant; sie verursacht eine schlechte Verhornung der Haare (Lebedinsky und Dauvart, 1927). Die entstehenden Haare brechen bald ab. Die beiden haarlosen Rassen wurden gekreuzt und Tiere gezüchtet, die homozygot für die rezessive und ausserdem heterozygot für die dominante Haarlosigkeit waren. Diese Bastarde zeigten die Merkmale der dominanten und der rezessiven Haarlosigkeit in verstärkter Weise (David, 1932).

Bei der Maus gibt es ferner zwei rezessive Mutationen, die beim ersten Haarkleid Dauerwellen erzeugen (Crew, 1933; Keeler, 1935). Phänotypisch sind die beiden Mutanten ähnlich.

Bei den welligen Mäusen sind die meisten Haarfollikel gekrümmt und in Gruppen angeordnet, welche in verschiedene Richtungen

zeigen. Bei den späteren Haarkleidern bilden die Follikel keine Gruppen mehr, und die Krümmung ist fast verschwunden; die Wellen bleiben also nicht dauernd erhalten. Die Haare besitzen eine etwas schlechtere Verhornung als bei den normalen Tieren; infolgedessen brechen manche von ihnen ab.

Um die Kreuzung von welligen mit rezessiv haarlosen Mäusen zu studieren, wurden Tiere gezüchtet, die für die beiden Faktoren homozygot waren. Die jungen Bastarde zeigen gleichzeitig wellige und haarlose Eigenschaften: sie bilden ein welliges Haarkleid, und dann fallen ihre Haare aus. Das zweite Haarkleid ist deutlich wollig. (Rezessiv haarlose Mäuse haben oft regenerierte lockige Haare, aber nie ein wolliges Haarkleid.) Die Haut der wellig-haarlosen Mäuse wird früher als bei den rezessiv haarlosen Tieren sehr stark faltig, infolge einer starken Zunahme der Zysten des Haarkanals. Diese Zysten entstehen dadurch, dass gekrümmte Haare gegen die Haarkanäle drücken und die Zellen zur Zystenbildung anregen.

Um die Kreuzung von welligen mit dominant haarlosen Mäusen zu studieren, wurden Tiere gezüchtet, die homozygot für wellig und heterozygot für dominante Haarlosigkeit waren. Die Haare dieser Tiere sind meistens nicht wellig, nur einige Mäuse haben mehr oder weniger starke Haarwellen. Alle Tiere besitzen die Eigenschaften der dominanten Haarlosigkeit. Äusserliche und histologische Untersuchungen zeigen, dass die Verhornung der Haare den normalen Verhältnissen umso näher kommt, je stärker ihre Wellen sind.

Es gibt zwei Möglichkeiten, die Krümmung der Haarfollikel bei den welligen Mäusen zu erklären. Die erste ist folgende: Der Follikel ist infolge ungleichmässiger Zellteilung bei der Bildung der Haaranlage von Anfang an gekrümmt. Ein Haar, das in einem solchen Follikel entsteht, muss notwendigerweise gekrümmt sein, wenn es in dem gekrümmten Follikelteil verhärtet. Ist dieses Haar nicht allzusehr gekrümmt, so wird es sich in seinem Kanal fortsetzen und als ein gekrümmtes Haar hervorbrechen. Ist dagegen die Krümmung zu stark, so wird das Haar durch die Follikelwand hindurchbrechen und dann ohne bestimmte Richtung in der Haut wachsen. Die zweite Erklärungsmöglichkeit für die Krümmung der Haarfollikel ist folgende: Die primäre Erscheinung ist eine schlechte

Verhornung des Haares. Das schlecht verhornte Haar hat Schwierigkeit, das Stratum corneum des Haarkanals zu durchbrechen. Indem es wächst, erzeugt das Haar einen Druck, durch welchen der Follikel gekrümmt wird. Diese zweite Erklärung wird gestützt einmal durch die Tatsache, dass während des Wachstums des ersten Haarkleides die Follikel nach Beginn der Haarentwicklung stärker gekrümmt sind als vorher, ferner durch die Tatsache, dass die Follikelkrümmung bei den späteren Haarkleidern schwächer wird, als sie beim ersten Haarwachstum war.

Beide Erklärungen würden die Anordnung der Haare in Gruppen, die in verschiedene Richtungen zeigen, verständlich machen. Wenn nämlich die Follikel sich krümmen, so bilden sie Gruppen, da der Raum in der Haut begrenzt ist. Die Tatsache jedoch, dass während der späteren Haarwachstumsperioden die Krümmung der Follikel und die Gruppenbildung abnehmen, während die Verhornung immer gleich schlecht bleibt, spricht dafür, dass die wellige Abnormalität primär auf einem schwachen Grad von schlechter Verhornung beruht. Dass die Krümmung der Follikel von der schlechten Verhornung abhängt, kann man auch bei den welligen und dominant haarlosen Bastarden sehen. Bei diesen Tieren zeigen Haare, welche sehr schlecht verhornt sind, keine Wellen. Wahrscheinlich haben diese schwachen Haare nicht Kraft genug, ihre Follikel zu biegen, und wenn durch das Haarwachstum genügend Druck erzeugt wird, dann biegt sich das Haar selbst, und nicht der Follikel.

Die für die wellig-rezessiv haarlosen Mäuse charakteristischen Haar-Regenerate können wahrscheinlich als Folge der additiven Wirkung der beiden Gene erklärt werden. Die Merkmalsmanifestation der beiden Gene ist deutlich gesteigert. Die wellig-dominant haarlos-Kreuzung zeigt ebenfalls die additive Wirkung der beiden Gene, doch scheint in diesem Fall keine gesteigerte Merkmalsausprägung vorhanden zu sein. Ausserdem ist die additive Wirkung phänotypisch nicht deutlich, weil die Stärke der Haarwellen nicht zunimmt, sondern im Gegenteil abnimmt.

Durch künstlich in die Haut von neugeborenen Mäusen genähte Falten und durch Hauttransplantation konnte ich früher zeigen, dass die zuerst angelegte Follikelrichtung nicht für immer festgelegt ist; sie kann vielmehr durch eine Veränderung der Zuglinien modifiziert werden (David, 1934). Diese Schlussfolgerung wird

durch das Verhalten der Haarfollikel bei welligen Mäusen bestätigt; denn hier nehmen die Follikel bei der Entstehung des zweiten Haarkleides eine mehr normale Richtung an.

Zusammenfassung.

Beide Arten von welligen Mäusen besitzen ein etwas schlecht und unregelmässig verhorntes Haarkleid.

Die Gene für wellige Haarform und für rezessive Haarlosigkeit wirken additiv, und ihre Merkmalsmanifestationen sind gesteigert.

Die Gene für wellig und für dominante Haarlosigkeit wirken gleichfalls additiv, aber ihre Merkmalsmanifestationen sind nicht gesteigert. Der Grad der phänotypischen Ausprägung des welligen Faktors ist abgeschwächt.

Die Tatsache, dass bei welligen Mäusen die Follikel-Richtung bei der Bildung des zweiten Haarkleides mehr normal wird, bestätigt die experimentellen Ergebnisse, die mit künstlichen Hautfalten und Hauttransplantaten erhalten wurden, dass nämlich die ursprüngliche Richtung der Follikel abgeändert werden kann.

Herrn Dr. Ulrich danke ich für die Hilfe bei der Übersetzung dieser Arbeit.

LITERATUR

1926. Brooke, H. C. *Hairless mice.* J. of Heredity, **17**, 173-174.

1933. Crew, F. A. E. *Waved: an autosomal recessive coat form character in the mouse.* J. of Genetics, **27**, 95-96.

1932. David, Lorna Thigpen. *The external expression and comparative dermal histology of hereditary hairlessness in mammals.* Zeitschr. f. Zellforschung und mik. Anatomie, **14**, 616-719.

1934. —— *Modification of hair direction and slope on mice and rats (Mus musculus and Mus norvegicus albinus).* J. of Exp. Zool., **68**, 519-527.

1935. Keeler, C. E. *A second rexoid coat character in the house mouse.* J. of Heredity, **26**, 189-191.

1927. Lebedinsky, N. G. und Dauvart, A. *Atrichosis und ihre Vererbung bei der albinotischen Hausmaus.* Biol. Zbl., **47**, 748-752.

Tome 44, nº 27. — Juillet 1937.

MITGETEILT AN DER GENERALVERSAMMLUNG DER SCHWEIZERISCHEN ZOOLOGISCHEN GESELLSCHAFT, IN ZÜRICH, DEN 3. UND 4. APRIL 1937.

Mitteilungen über das optische Leistungsvermögen des *Nautilus*-Auges

von

Franz MUGGLIN

Luzern.

Das Auge von *Nautilus* wird zum erstenmal 1705 von RUMPHIUS erwähnt, genauer untersucht aber erst 1832 durch Richard OWEN, den Verfasser der ersten Anatomie von *Nautilus*. In der Folge zog das Grubenauge von *Nautilus* bis in die neuere Zeit das Interesse verschiedener Forscher auf sich. Ihre Darstellungen fanden Aufnahme in die meisten zoologischen Lehrbücher.

Das Studium der Literatur zeigt aber, dass die Ansichten über die Leistungsfähigkeit des *Nautilus*-Auges nicht miteinander übereinstimmen. Die einen, wie HENSEN (1865), BEER (1897), MERTON (1905) schreiben, die Pupille sei zu gross, um auf der Retina, wie in einer Lochkamera, ein Bild entstehen zu lassen; andere dagegen, wie HESSE (1929) und HESS (1929) nehmen ein Bildsehen an. Von besonderer Wichtigkeit für diese Frage ist die Mitteilung WILLEYS (1902), er habe am lebenden *Nautilus* gesehen, wie sich die Pupille zusammenzog (*l.c.*, p. 793). Sie ist demnach kontraktil. Wie aus den nachfolgend beschriebenen Versuchen hervorgeht, hängt die Möglichkeit des Bildsehens tatsächlich von der Kontraktilität der Pupille ab.

Das Auge von *Nautilus* ist nach dem Prinzip der Lochkamera (Camera obscura) gebaut. Ich hatte Gelegenheit, an mir gütigst von Herrn Prof. Dr. HESCHELER zur Verfügung gestelltem Material von *Nautilus macromphalus* dieses interessante Auge anatomisch zu untersuchen. Im Anschluss an diese Arbeit erschien es mir wünschenswert, die für die Lochkamera geltenden optischen Gesetze speziell für das *Nautilus*-Auge experimentell nachzuprüfen,

um so Klarheit über die Abbildungsmöglichkeiten zu gewinnen. Es wurde daher ein Modell einer Lochkamera in den natürlichen Grössenverhältnissen des *Nautilus*-Auges hergestellt und an Stelle der Retina die photographische Platte eingesetzt. Dabei musste allerdings die Konkavität der Netzhaut vernachlässigt werden. Der Abstand Pupille–Retina wurde beim eigenen Untersuchungsmaterial im Mittel mit 8 mm festgestellt. Dem entspricht im Modell der Abstand Loch–Rückwand (= photographische Platte). Die Pupille wurde kreisrund oder oval bis schlitzförmig vorgefunden. Ihr Durchmesser wird bis zu 2,5 mm angegeben (Willey 1902). Eigene Messungen ergaben 0,05 mm bis 1,5 mm. Dementsprechend wurden Grösse und Form des Loches der Kamera variiert. Im Modellversuch gehen die Lichtstrahlen nur durch Luft, beim funktionierenden *Nautilus*-Auge nur durch Wasser, da die Augenhöhle durch die Pupille mit dem Meerwasser in Verbindung steht und von ihm erfüllt ist. In beiden Fällen kommt also keine Lichtbrechung vor, sodass die Resultate der Experimente auf die natürlichen Verhältnisse übertragen werden dürfen.

Zuerst wurde ein beliebiges Objekt (*Opuntia* in Blumentopf) in 30 cm Abstand bei einer kreisrunden Kameraöffnung vom Durchmesser 0,05 mm aufgenommen. Es kommt dabei zu einem eigentlichen, ziemlich scharfen Bilde.

Für alle weitern Versuche wurde als Testobjekt ein auf weisses Papier gezeichnetes schwarzes Kreuz von 30 × 40 cm Grösse gewählt. Dieses Objekt wurde bei kleinstem Lochdurchmesser von 0,05 mm in drei verschiedenen Abständen aufgenommen, und zwar in 15 cm, in 30 cm und in 60 cm Distanz. Das Bild wird kleiner mit Zunahme der Entfernung des Gegenstandes von der Kamera; die Bildschärfe bleibt sich aber gleich, da es, wie bekannt, bei der Lochkamera keine Einstellung auf die Entfernung gibt.

Bei einer kreisrunden Kameraöffnung von 1 mm Durchmesser ist das Kreuz noch erkennbar, aber etwas verschwommen, da von jedem Objektpunkt ein Bildfleck von ungefähr der gleichen Grösse wie die Öffnung entsteht. Die Bildflecke nebeneinander liegender Objektpunkte überdecken sich teilweise, wodurch die Konturen verwischt werden. Die Bildschärfe nimmt also mit zunehmender Lochweite ab.

Bei der grössten Öffnung vom Durchmesser 2,5 mm kann nicht mehr von einer Abbildung gesprochen werden.

Bei ovaler Kameraöffnung, wie sie beim Auge von *Nautilus* oft gefunden wird, erscheint der Kreuzbalken in der Richtung der langen Achse der Ellipse schärfer abgebildet als der andere, wie Aufnahmen mit der Öffnung $0{,}3 \times 0{,}7$ mm und 1×2 mm demonstrieren. Beim konservierten *Nautilus*-Material wurde die lange Achse der Ellipse in verschiedenen Richtungen vorgefunden.

Auf Grund dieser Versuche und der optischen Gesetze lässt sich folgendes über das optische Leistungsvermögen des *Nautilus*-Auges aussagen:

Eine Akkommodation an die Entfernung kommt nicht in Frage, da jeder Objektpunkt unabhängig von der Distanz durch Projektion (n. GEIGER und SCHEEL 1927) einen Bildpunkt (bezw. Bildfleck) erzeugt. Die Bildpunkte (bezw. Bildflecke) bilden in ihrer Gesamtheit ein nach Art eines Mosaiks zusammengesetztes, lichtschwaches, umgekehrtes Bild. Die Erweiterung und Verengung der Pupille muss als Adaptation an die Lichtintensität aufgefasst werden. Mit ihr ist zugleich eine Veränderung der Bildschärfe verbunden. Es ist anzunehmen, dass die Pupille nur dann, wenn *Nautilus* sich am Tage in den obersten Wasserschichten aufhält, so stark verengt ist, dass auf der Retina ein einigermassen scharfes Bild der Umwelt entstehen kann. In grossen Meerestiefen wird *Nautilus* bei weit geöffneter Pupille wohl nur Richtung und Stärke des Lichtes wahrnehmen können. Das Bildsehen wird also bei der Lebensweise von *Nautilus* (man vergleiche DEAN 1901, WILLEY 1902) nur relativ selten möglich sein. Auch die Gewohnheit des Tieres, nachts auf Beute auszugehen, und die Fangmethoden der Eingeborenen deuten darauf hin, dass bei *Nautilus* der chemische Sinn eine grössere Rolle spielt als der Gesichtssinn. Trotzdem ist durch die vorliegenden Versuche erwiesen, dass bei den Grössenverhältnissen des *Nautilus*-Auges ein Bildsehen durchaus möglich ist.

Zu ähnlichen Ansichten kam auch schon HESSE (1929). Er schreibt, die Retina sei so hoch differenziert (man vergl. MERTON 1905), dass es kaum möglich sei, „anzunehmen, dass hier nicht eine Bildrezeption stattfinden sollte". Diesem Argument kann nun noch ein neues angeschlossen werden. Die Anschwellung, von der der *Nervus opticus* entspringt, liess sich durch mikroskopische Untersuchung als *Ganglion opticum* nachweisen, wie schon verschiedene Autoren, wie OWEN (1832), WILLEY (1902), LANG-

Hescheler (1900), Buetschli (1912) richtig vermuteten. Diese Tatsache des Vorhandenseins eines in seinem Aufbau an das der Dibranchiaten erinnernden Sehganglions scheint im Zusammenhang zu stehen mit dem komplizierten Bau der Retina und damit auch mit der Möglichkeit des Bildsehens. Über die anatomischen Befunde am *Nautilus-A*uge und *Ganglion opticum* wird nächstens in einer besondern Arbeit ausführlicher berichtet werden. In der vorliegenden kurzen Mitteilung versuchte ich lediglich, die physikalischen Voraussetzungen für die Funktionsmöglichkeiten des *Nautilus*-Auges abzuklären.

ZITIERTE LITERATUR

1897. Beer, Th. *Die Accommodation des Kephalopodenauges.* Pflüger, Archiv f. Physiologie, Bd. 67.

1912. Buetschli, O. *Vorlesungen über vergleichende Anatomie.*

1901. Dean, B. *Notes on living Nautilus.* Amer. Natural., vol. 35.

1927. Geiger u. Scheel. *Handbuch der Physik*, Bd. XVIII.

1865. Hensen, V. *Über das Auge einiger Cephalopoden.* Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 15.

1929. Hess, C. v. *Vergleichende Akkommodationslehre.* Handbuch der normalen und pathol. Physiologie, 12. Bd., Erste Hälfte.

1929. Hesse, R. *Lochkamera-Auge*, l. c., 12. Bd., Erste Hälfte.

1900. Lang-Hescheler. *Lehrb. der vergl. Anatomie der wirbellosen Tiere.* Erste Lieferung: *Mollusca.*

1905. Merton, H. *Über die Retina von Nautilus und einigen dibranchiaten Cephalopoden.* Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 79.

1832. Owen, R. *Memoir on the Pearly Nautilus (Nautilus pompilius) with illustrations of its external form and internal structure.* Publ. by the Royal College of Surgeons in London.

1705. Rumph, G. E. *Nautilus major sive crassus.* ,,Amboinsche Rariteitkammer'', Amsterdam.

1902. Willey, A. *Zool. Results based on material from New Britain, New Guinea, Loy. Islands and elsewhere.* Part. VI, Cambridge.

Tome 44, nº 28. — Juillet 1937.

Mitgeteilt an der Generalversammlung der Schweizerischen Zoologischen Gesellschaft, in Zürich, den 3. und 4. April, 1937.

Die Wanderungen unserer sogenannten Standfische in Fluss und Strom

von

P. STEINMANN

Aarau.

Im Lauf der letzten acht Jahre wurden vom Referenten gemeinsam mit den Herren Regierungsrat Dr. Koch, Karlsruhe, und Prof. Dr. Scheuring, München, umfangreiche Markierungsversuche unter Mitwirkung zahlreicher Fachgenossen der Schweiz, Österreichs und Deutschlands durchgeführt. Das Untersuchungsgebiet umfasst die Donau, den Inn, den Main, den Neckar und den Rhein, einerseits bei Mannheim-Karlsruhe, andrerseits bei Basel-Koblenz, sowie die Aare bis in die Gegend von Solothurn.

Nachdem die ersten Untersuchungen des Referenten in den Jahren 1922/23 eine Reihe von Fragen teils offen gelassen, teils neu aufgeworfen hatten, beschloss die oben genannte Arbeitsgemeinschaft im Jahre 1929, nachdem von amtlichen, halbamtlichen und privaten Stellen namhafte Unterstützungen zugesagt worden waren, Versuche in grossem Masstab zu unternehmen, deren Ergebnisse eine statistische Auswertung erlaubten.

So wurden denn in den verschiedenen Flussystemen zu ganz verschiedenen Zeiten Fische verschiedener Art, verschiedenen Alters und verschiedenen Geschlechtes ausgesetzt und vorher individuell markiert, d. h. so gekennzeichnet, dass sie beim Wiederfang zuverlässig wiedererkannt werden konnten. Jeder markierte Fisch — es waren insgesamt 40.659 Stück — wurde gemessen, meist auch gewogen, nach Fangort, Aussetzort, Aussetzdatum in Kontrollisten eingetragen. Von diesem Material wurden 3,96% d. h. 1607 Fische wiedergefangen, nach Ort, Zeit

des Fanges, nach Länge und Gewicht, sowie nach Gesundheitszustand in eine Kartothek aufgenommen, die später nach allen möglichen Richtungen bearbeitet und ausgewertet wurde.

Einzelne Markierungsarten waren unpraktisch und ergaben sehr grosse Verlustziffern durch Ausfallen der Kontrollzeichen. Schliesslich aber wurden Methoden gefunden, die bis 10, ja vereinzelt bis 15% Wiedermeldungen erlaubten. Die Sichtung des Materials nahm rund drei Jahre in Anspruch. Viele Fälle mussten durch Korrespondenz klargelegt werden. Für das Jahr 1937 ist nun die zusammenfassende Bearbeitung druckreif geworden. Sie wird im Lauf des Sommers in einer deutschen Fachzeitschrift erscheinen, begleitet von ca. 60 Darstellungen und Tabellen. Es ist selbstverständlich nicht möglich, in kurzer Zeit und auf knappem Raum die Resultate der Arbeit im Einzelnen wiederzugeben. Wir beschränken uns daher auf einige besonders wichtige Gesichtspunkte.

Die Mehrzahl der bisher als „Standfische" bezeichneten Süsswasserfische müssen als mehr oder weniger wanderlustig bezeichnet werden, indem ein erheblicher Teil der Individuen eines Fischbestandes sich einmal oder mehrere Male im Jahr auf Wanderungen begibt, teils anadrom, teils katadrom. Die dabei zurückgelegten Strecken betragen nicht selten flussaufwärts wie flussabwärts über 100 Kilometer, zuweilen sogar über 300 Kilometer. Die durchschnittlichen Tagesleistungen solcher Langstreckenschwimmer steigen zuweilen auf 5-8 km an, bleiben aber meist niedriger, weil alle Wanderer auf ihren Zügen gelegentlich Ruhepausen einschalten. Im Gesamtdurchschnitt zeigt es sich, dass ein erheblicher Prozentsatz „ortstreu" bleibt. Dies gilt insbesondere für Brachsen, Hechte und Zander. Zu den unstetesten gehören die Barben und die Nasen, also die rheophilen Fische; ihnen schliessen sich die Alet oder Aitel *(Squalius cephalus)* an.

In dem heute noch keineswegs geklärten Bedingungskomplex, der die Wanderungen auslöst und leitet, spielt die Temperatur eine hervorragende Rolle. Die Neigung, stromaufwärts zu schwimmen, erwacht im Frühling, steigert sich mit der zunehmenden Wassertemperatur, erleidet oft Unterbrüche durch Temperaturstürze und erlischt bei den Cypriniden und anderen Fischen mit Ausnahme der Salmoniden im Herbst.

Im Oktober und November beginnt eine ausgeprägte Winterruhe, die oft von katadromen Wanderungen eingeleitet wird. Die

letzteren zielen meist darauf ab, gewisse Winterquartiere aufzusuchen.

In Seitenbuchten, Altwässern, tiefen Strudellöchern kann man die überwinternden Fische oft zu Tausenden beisammenfinden, in Beständen verschiedenen Alters, und auch nach Arten keineswegs getrennt. Sie warten dort in der Regel die Frühlingshochwasser der Schneeschmelze noch ab und beginnen dann mit ihren anadromen Frühlingswanderungen.

Ernährungszustand und Laichreife beeinflussen den Wandertrieb nicht so stark, wie man früher anzunehmen geneigt war. Vollkommen unrichtig ist es, bei den Süsswasserfischen kurzerhand von Laichwanderungen sprechen zu wollen. Bei manchen Arten treten die Standortsveränderungen lange vor, oder auch beträchtlich nach dem Eintritt der Geschlechtsreife auf. Teleologisch scheint sich durch die neuen Untersuchungen das Prinzip der „Kompensation" zu bestätigen. Zweck der Wanderungen wäre demgemäss in erster Linie, den fliessenden Gewässern ihren durch ständige Abschwemmungen gefährdeten Fischbestand zu erhalten. Die vom Referenten im Jahre 1923 ausgesprochene Kompensationstheorie lässt sich auf Grund der neuen Erfahrungen etwa folgendermassen formulieren:

Die Fische der fliessenden Gewässer sind, wie übrigens alle rheophilen Tiere, solange sie leben, im Kampf mit der Wasserströmung, gegen die sie sich rheotaktisch einstellen und zwar positiv rheotaktisch, d. h. der Strömungsrichtung entgegen. Immer wieder, insbesondere, wenn die Wasserläufe durch Regengüsse geschwellt werden, wird es vorkommen, dass der Fisch der Strömung nicht mehr gewachsen ist und daher eine Strecke weit abgeschwemmt wird. Aufmerksame Fischer bestätigen tatsächlich, dass jede Hochwasserwelle Fische scharenweise flussabwärts treibt. Auch die Temperaturerniedrigung und die dadurch verringerte Schwimmenergie begünstigen das passive Verschwemmtwerden. Unsere Untersuchungen zeigen unzweifelhaft, dass im Herbst bis in den Winter hinein ein allgemeiner Rückzug der Cypriniden einsetzt, der an sich geeignet wäre, die obern Regionen eines Gewässers im Lauf der Zeiten völlig zu entvölkern. Dem wirken nun aber zwei Faktoren entgegen:

1) Die kompensatorischen Fähigkeiten der Fische, d. h. der Trieb, positiv rheotaktisch zu reagieren, sich immer wieder der

Strömung entgegenzustellen, und dadurch, wenn im Frühjahr Temperaturerhöhung ihre Schwimmenergie steigert, die im Herbst verlorenen Flusstrecken im Frühling und Sommer zurückzuerobern;

2) Die Neigung der Fische, im Herbst bei sinkender Temperatur ruhigere Altwässer und von der Strömung nicht erfasste Buchten aufzusuchen, um dort ihre Winterquartiere zu beziehen.

Für alle diese Annahmen bieten unsere Markierungsversuche bestimmte Grundlagen.

Betrachtet man unsere Gesamtstatistik, so tritt deutlich hervor, dass sich die Aufwärtswanderer und die Abwärtswanderer nahezu die Wage halten. Dies war auch von theoretischen Gesichtspunkten aus zu erwarten.

Merkwürdigerweise ist ein sehr grosser Prozentsatz der Fische als ortstreu befunden worden. Es hat sich gezeigt, dass diese Fische nach Wochen und Monaten, ja sogar nach Jahren wieder ungefähr an der gleichen Stelle wiedergefangen wurden, wo sie ausgesetzt worden waren. Natürlich kann bei den sogenannten „Langausbleibern", die erst spät wiedergefangen wurden, nicht mit Sicherheit gesagt werden, ob sie nicht in der Zwischenzeit vielleicht eine gewisse Strecke flussaufwärts gewandert und nachher wieder an ihren Ausgangspunkt zurückgekehrt sind oder ob sie umgekehrt sich eine Strecke weit talwärts und dann wieder bergwärts bewegt haben. Was aber aus unsern Versuchen hervorzugehen scheint, ist ein gewisser Ortssinn, wohl verbunden mit einem Ortsgedächtnis. Fische, die an einem bestimmten Ort gefangen wurden und deren Wiederaussetzung in markiertem Zustand an einem andern Abschnitt des Flusses stattfand, vermochten nicht selten den ursprünglichen Standort auf eine Distanz von mehreren Kilometern wiederzufinden.

Die Fluss- und Stromfische wandern vorwiegend einzeln. Dann und wann kommt es aber doch zu Zusammenrottungen, d. h. es entstehen Wanderschwärme, die eine zeitlang oder eine Strecke weit geschlossen bleiben. Die Neigung zur Schwarmbildung ist aber bei verschiedenen Arten und bei verschiedenen Altersklassen ganz verschieden. In einer Reihe von Fällen konnten wir feststellen, dass Fische, die zusammen markiert wurden, nach Wochen und Monaten gemeinsam wiedergefangen wurden. Dies trifft besonders für die Brachsen zu. Die Tatsache, dass solches

Beisammenbleiben fast ausschliesslich im Frühling festgestellt wurde, deutet darauf hin, dass die Fische im Frühling eine grössere Neigung zur Schwarmbildung zeigen und dass sich im Sommer und Herbst die Verbände lockern. Andrerseits fanden wir im Spätherbst Anzeichen dafür, dass sich Zusammenrottungen auch mit dem Ziel eines gemeinsamen Bezuges von Winterquartieren bilden.

Der bessere Zusammenhalt der Frühlingsschwärme deutet auf gewisse Beziehungen zur Laichzeit. Man kann dabei an die zyklischen Veränderungen der Fischgonade denken. Immerhin wandern auch unreife und verlaichte Fische im Schwarme mit. Daher steht nach wie vor unseres Erachtens das Kompensationsprinzip im Vordergrund.

Beim Überblicken des ganzen Materials kommen wir zur Überzeugung, dass die Zurücklegung grosser Wanderstrecken in kurzer Zeit ein ausnahmsweises Verhalten darstellt, dass die Mehrzahl der Fische entweder ortstreu bleibt oder nur gegen 30 oder 40 km weit auf- oder abwärts wandert.

Eine gewisse wirtschaftliche Bedeutung kommt dem Wanderungsproblem natürlich in allen jenen Flussgebieten zu, in welchen stromsperrende Stauwehre eingebaut werden. Wenn sich dann der oberhalb dieser Staustelle Fischereiberechtigte durch das Ausbleiben der Wanderschwärme benachteiligt fühlt, so erhebt sich für den, der den entstandenen Schaden berechnen soll, die Frage, aus welchem Areal sich ein Wanderzug zusammenzieht oder aus einer wie grossen Flusstrecke sich die vor einem Stauwerk eintreffenden Fische rekrutieren. Auf Grund unserer Erfahrungen und Überlegungen kommen wir dazu, die Länge eines Flussabschnittes, aus dem sich das Gros der Durchzügler eines Fischpasses rekrutiert auf durchschnittlich 30-40 km zu schätzen. Zu diesen Wanderzügen können sich dann die „Langstreckenschwimmer" gesellen, die aus weiter unten gelegenen Flusstrecken zuwandern.

Tome 44, nº 29. — Octobre 1937.

Laboratoire d'Anatomie normale de l'Université de Genève
Directeur: M. le Professeur A. Weber

Etude des causes de la différenciation des cellules nerveuses dans les cultures *in vitro*

par

Sidney S. GOLDSTEIN

Avec 5 figures dans le texte.

INTRODUCTION

De l'ensemble des travaux faits au sujet de la différenciation de la cellule nerveuse, il est encore, à l'heure actuelle, impossible de tirer une conclusion nette quant à son déterminisme.

Ce problème de l'embryologie causale, étudié expérimentalement *in vivo* ou *in vitro*, fut l'objet d'interprétations qui varient d'un auteur à l'autre. La divergence de vues des différents expérimentateurs est à ce sujet énorme. Tandis que les uns considèrent la cellule nerveuse comme étant déterminée dès le début et possédant tous les pouvoirs d'autotransformation jusqu'à l'état fonctionnel (Coghill), les autres la considèrent comme dépendante dans sa différenciation des tissus d'entourage.

Les recherches d'embryologie expérimentale de ces dernières années ont apporté une série de nouveaux résultats qui parlent plutôt en faveur de la deuxième hypothèse, à savoir que la neurofibrillation des éléments nobles se trouve sous l'influence des organes périphériques. Quant aux résultats des cultures *in vitro*, ils ne

permettaient pas, jusqu'à présent, de tirer une conclusion quelconque en faveur de l'une ou l'autre hypothèse. La majorité des auteurs ayant explanté des fragments de canal neural d'embryons de poulet âgés de trois à dix jours, il était donc difficile de dire si les fibres nerveuses nées dans la culture provenaient de la toute première différenciation ou simplement de la régénération des prolongements coupés.

Pour élucider la question de la causalité des transformations de la cellule nerveuse, il fallait donc cultiver des fragments du système nerveux d'embryons très jeunes, ce que nous avons essayé de faire. Après un effort considérable, nous sommes arrivés à des résultats tout à fait nouveaux et très intéressants.

Avant de relater notre technique, ainsi que nos observations, nous croyons utile de nous arrêter quelques instants sur les données bibliographiques de cette question.

Au début de ce travail, je tiens à remercier M. le professeur A. Weber pour l'accueil qu'il m'a réservé dans son laboratoire et la bienveillance qu'il m'a témoignée au cours de mes études.

Je remercie aussi très vivement M. le Dr J. Szepsenwol, chef des travaux au laboratoire d'anatomie, qui m'a suggéré ce sujet et a guidé mes recherches.

HISTORIQUE

Nous ne croyons pas nécessaire de reprendre ici en détail toute l'historique des cultures de tissus, qui se trouve actuellement dans un grand nombre de traités et de monographies. Il serait donc superflu et fastidieux de nous étendre sur les différentes techniques et idées concernant la croissance des cellules *in vitro*. Nous tenons cependant à rappeler que c'est à Harrison (1904-1910) que revient l'honneur d'avoir inventé ce moyen d'investigation, d'autant plus que cet auteur s'est attaché dans ses expériences à l'étude de la différenciation nerveuse.

Harrison a cultivé des fragments d'embryons de Batraciens dans une goutte de lymphe de grenouille et a vu que les neuroblastes, encore apolaires au moment de l'explantation, donnaient

naissance à des prolongements analogues à ceux qu'on observe chez des animaux vivants, ce qui parlait absolument contre la théorie caténaire, en vogue à ce moment.

Des expériences analogues ont été faites par Braus (1904), qui est arrivé à obtenir les mêmes résultats que l'auteur américain.

Des données de ces deux auteurs, qui ont démontré l'unité embryologique du neurone, il était toutefois impossible de tirer une conclusion quelconque en faveur du déterminisme de la cellule nerveuse, puisque dans leurs expériences il ne s'agissait pas uniquement d'éléments nobles, mais d'explantats qui n'étaient autre chose que des fragments du dos d'une larve et comprenaient donc le mésenchyme qui entoure le canal neural.

A la suite de la découverte de Harrison, un grand nombre d'auteurs se sont mis à cultiver *in vitro* différents tissus. Toutefois, très peu se sont adressés aux éléments nerveux, et cela en raison des difficultés techniques. En effet, comme on le sait, les fragments de canal neural ne se cultivent pas aussi bien que ceux de mésenchyme.

Burrow (1910) fut le premier qui appliqua la méthode de culture des tissus aux éléments nerveux de Poulet en se servant du plasma des animaux à sang chaud. Plus tard Legendre et Minot (1910), Lewis (1912), Marinesco et Minea (1912-1914), Ingebristen (1913), Levaditi (1914) ont publié une série de travaux sur les cultures de tissus nerveux. Mais ces auteurs se sont adressés dans leurs recherches à des embryons âgés ou même aux animaux nouveau nés. Il est donc superflu de nous arrêter à leurs travaux, ceux-ci n'ayant rien à voir avec la neuro-fibrillogenèse.

Il en est de même des travaux publiés plus tard par une série d'autres auteurs, dont Levi (1915-1917), qui constata, dans les cultures des fragments du système nerveux d'embryons de Poulet de 3 à 10 jours, des anastomoses entre les différentes fibres, et Matsumoto (1920) qui n'arrive pas à constater, même au moyen du champ noir, de réseau neurofibrillaire dans les éléments nerveux cultivés *in vitro*.

Ingvars (1920) croit pouvoir donner une orientation définie aux fibres nerveuses nées des explantats et Levi (1926) trouva la formation d'épaississements sur les cellules nerveuses au niveau où il les comprime par l'aiguille du micromanipulateur.

Enfin Olivo (1927), Kapel (1927) étudièrent le mécanisme de

la migration cellulaire *in vitro*, et Mossa (1926) s'intéressa à la vitesse de la croissance du tissu nerveux.

Tous ces travaux, ayant été faits sur du tissu trop évolué, ne peuvent guère nous renseigner sur la causalité du déterminisme de la cellule nerveuse.

Citons encore les auteurs bien connus, comme Freifeld et Ginzburg (1930), Martinovic (1930), Lazarenco (1931), Costero (1930-31), Verne (1930), Wells et Carmichael (1930), dont les noms sont liés à des expériences de cultures des tissus nerveux, mais qui se sont intéressés à de tout autres questions que celles que j'ai l'intention de traiter ici. Je passe donc rapidement à l'analyse des travaux récents (d'Olivo, Grigorieff, etc.) qui nous concernent plus particulièrement.

Olivo (1927) cultiva des fragments de canal neural d'embryons de Poulet de 3 à 14 jours dans le plasma additionné d'extrait enbryonnaire et il constata que la croissance des neurites commence déjà 12 heures après l'explantation et qu'elle est différente d'un cas à l'autre. Dans les cultures faites à partir d'embryons âgés, on assiste nettement à une régénération des prolongements coupés au moment de l'explantation. Ces explantats montrent un maximum de croissance au cours des premiers jours, et diminuent après les premiers repiquages. Par contre, les cultures de tissu nerveux d'embryons de Poulet jeunes montrent au début une croissance assez faible, mais les fibres deviennent de plus en plus nombreuses dans la suite; une telle culture peut être conservée une vingtaine de jours.

Ces faits, de la durée plus grande des cultures à partir d'embryons jeunes et de l'augmentation successive en nombre des prolongements, conduisent l'auteur italien à conclure que dans ces cultures des fragments d'embryons jeunes il y a, en plus de la régénération, également une différenciation primitive des cellules nerveuses et la formation de nouveaux prolongements; tout au début, il y aurait peut-être régénération des fibres coupées, mais les prolongements qui apparaissent dans la suite doivent être considérés comme résultant de la différenciation des cellules encore apolaires au moment de l'explantation.

Grigorieff (1929-33) cultive des fragments de canal neural d'embryons de Poulet de 2½ à 6 jours, qu'il traite après 48 à 90 heures à l'argent réduit d'après la méthode de Bielschowsky.

Cet auteur constate que le mésenchyme et tous ses dérivés (muscles, etc.) jouent un grand rôle dans la différenciation des éléments nerveux. Il explante généralement, surtout lorsqu'il s'agit d'embryons jeunes, les fragments comprenant, outre la moelle, les tissus mésodermiques et cutanés qui l'entourent. Ces derniers croissent très rapidement tout au pourtour des fragments primitifs, et c'est à la surface de ce substratum qu'émigrent les neuroblastes et que s'accroissent les fibres nerveuses.

La croissance de ces fibres et leur direction dépendent du substratum fourni par le tissu conjonctif; cette relation ne serait pas simplement de nature physique. L'épithélium cutané exercerait également une influence sur la différenciation des éléments nerveux et serait pénétré par les prolongements de ces derniers.

Dans une autre série d'expériences, Grigorieff transplanta simultanément des fragments du cerveau antérieur d'embryons de Poulet de 6 à 9 jours avec la musculature d'embryons de 9 à 15 jours et il constata que ce dernier tissu influence la différenciation des éléments nobles; les faisceaux des fibres nerveuses qui atteignent les éléments contractiles se subdivisent en filaments qui se mettent en connexion avec eux et forment des organes terminaux. Microscopiquement, l'auteur a même vu les contractions des muscles cultivés *in vitro*.

Les muscles cardiaques semblent également avoir de l'influence sur la différenciation des cellules nerveuses; une fois transplantés avec les fragments d'encéphale d'embryon de Poulet, on voit des fibres nées dans la culture entrer en connexion avec eux. Ces connexions semblent d'autre part permettre aux cellules nobles de continuer leur différenciation. Par contre les neuroblastes, émigrés du fragment et n'étant pas en relation avec les éléments musculaires, n'avancent pas dans leur transformation.

De l'ensemble des données de Grigorieff, il semble que les neuroblastes sont capables de se différencier *in vitro*, mais que les éléments mésenchymateux y jouent un grand rôle. Il existerait, entre ces deux sortes de tissus, une relation de nature inconnue qui serait autre qu'essentiellement physique.

Nous devons remarquer que ni des travaux d'Olivo, ni de ceux de Grigorieff, il nous est encore possible de tirer une conclusion quant à la causalité de la différenciation neurofibrillaire de la cellule nerveuse, ces deux auteurs ayant cultivé des tissus déjà trop

évolués. Comme on le sait, à deux jours et demi, les éléments du canal neural sont déjà en pleine transformation. Il est possible que dans les cultures faites par ces deux auteurs, il y ait eu en réalité différenciation primitive des neuroblastes, mais cette différenciation s'est-elle déclenchée d'elle-même dans la cellule nerveuse ou bien avait-elle déjà été activée avant la mise en culture, cela est difficile à dire.

Le travail récent de Mihalik (1935), qui s'est spécialement intéressé à la culture du tissu nerveux en général, aux différentes phases par lesquelles passent les éléments nerveux *in vitro*, ne nous apporte pas non plus des faits au sujet de la causalité de la différenciation des neuroblastes.

En somme, des données bibliographiques sur les cultures du tissu nerveux, il n'est guère possible de trancher la question que nous nous sommes posée: celle du début de la neurofibrillation des éléments nobles.

RECHERCHES PERSONNELLES

Technique.

Nos recherches ont porté sur des embryons de Poulet allant de 1 à 5 jours, chez lesquels nous avons isolé des fragments du système nerveux que nous avons cultivés *in vitro* dans une goutte de plasma de Cobaye additionné d'extrait embryonnaire de Poulet. Nous avons fait environ mille préparations que nous avons étudiées d'abord sans coloration, puis après imprégnation au nitrate d'argent d'après la technique suivante de Szepsenwol:

Fixation préalable à froid pendant 1 jour dans la solution de formol à 10% et ensuite 24 à 48 heures à la chaleur de 45°-50°, dans un liquide contenant (en plus de 10% de formol) 4% d'acide formique. Après un lavage d'une demi-heure dans l'eau distillée, les cultures sont mises pendant 24 heures dans la solution de nitrate d'argent de 1% à 3% à la température de 35° à 40°. Ensuite elles sont rapidement lavées à l'eau distillée et plongées dans le nitrate d'argent ammoniacal à 10% où elles restent de 20 à 30 minutes à la chaleur de 40°.

La réduction se fait très rapidement avec le formol neutre ou même acide à 20%.

Observations.

Il serait peut-être plus simple de commencer notre étude par les cultures de fragments de moelle d'embryons très jeunes, pour passer ensuite à ceux de 3 à 5 jours; mais une telle description serait contraire à notre programme d'expérimentation. Dans nos recherches, nous nous sommes adressés tout d'abord à des embryons âgés, pour passer ensuite à de plus en plus jeunes. De cette manière, nous avons pu constamment comparer les résultats, en tirer des conclusions quant à la nature des fibres nées dans les cultures et enfin aboutir à un stade où les éléments du canal neural primitif transplantés *in vitro* n'ont plus le pouvoir de se différencier.

Nous commencerons donc, en nous guidant sur nos procès-verbaux, par la description des cultures de fragments de canal médullaire d'embryons âgés, pour passer successivement à de plus en plus jeunes.

La culture des éléments nerveux d'embryons de Poulet avancés a déjà été faite, ainsi que nous l'avons indiqué plus haut, par un grand nombre d'auteurs; il est donc superflu de nous arrêter sur tous les détails de la croissance *in vitro* de tels fragments. Nous tenons cependant à en donner une description aussi complète que possible, afin qu'on puisse comparer ces résultats à des cultures de fragments provenant d'embryons plus jeunes; car, comme nous le montrerons plus loin, la différence est immense.

Les fragments de canal neural (prosencéphale, mésencéphale, rhombencéphale et moelle) d'embryons de Poulet au delà de 3 jours (5 jours par exemple) complètement détachés du mésenchyme qui les entoure, ont été cultivés de deux à quatre jours avec ou sans repiquage. Déjà au cours des premières 24 heures, la culture marque une croissance assez active et d'un caractère tout à fait spécial. Il s'agit là uniquement de prolongements issus du fragment et qui prennent une orientation radiée. Ces fibres se distinguent, à l'examen microscopique, en deux sortes: les unes épaisses, à croissance très rapide, ne sont autre chose que des prolongements névrogliques, et les autres, minces, beaucoup plus nombreuses, progressant plus lentement, sont les fibres nerveuses proprement dites.

Cette croissance abondante dès le début prend de plus en plus

d'importance au cours du 2me et 3me jour, mais commence à faiblir lors du repiquage, pour dégénérer complètement les jours suivants. Après la fixation et l'imprégnation argentique, le tableau devient plus clair, d'autant plus que les fibres nerveuses très noires se distinguent nettement des éléments névrogliques brun clair. Dans le fragment même, qu'il provienne du prosencéphale, du mésencéphale, du rhombencéphale ou de la moelle, on voit un réseau très dense de prolongements neuronaux dont la direction est impossible à définir. Il s'agit là plutôt de fibres allant dans tous les sens et s'entrecroisant entre elles; ce qui frappe, cependant, c'est que le nombre des fibres est beaucoup plus grand à la périphérie du fragment qu'au centre; on dirait qu'elles tendent à former comme normalement une couche de substance blanche englobant celle de la substance grise. En dehors du fragment, dans la zone de croissance, il est très facile de suivre ces fibres nerveuses: on peut les distinguer en principales et secondaires. Les fibres principales se détachent directement du fragment transplanté; à leur origine leur trajet est fréquemment plus ou moins rectiligne, mais dès qu'elles s'écartent du fragment primitif, elles changent souvent de direction et se subdivisent en de nombreuses collatérales. Ces dernières, qui constituent ce que nous appelons les fibres secondaires, s'anastomosent les unes avec les autres, pour former dans la zone périphérique de la culture un réseau assez dense.

Outre les fibres issues du fragment primitif, on ne trouve dans la zone de croissance que quelques cellules isolées. Il s'agit là uniquement d'éléments névrogliques émigrés de l'explantat qui forment une sorte de substratum aux prolongements nerveux en croissance. Nulle part nous n'avons pu trouver, dans les cultures de fragments de canal neural d'embryons de Poulet âgés (5 jours), après 2 à 4 jours de croissance, des cellules nerveuses émigrées.

La figure 1 nous montre un fragment de moelle d'un embryon de Pou'et de 5 jours, fixé et imprégné après 96 heures de culture. L'explantat, étant épais, est très foncé sur la photo; on y remarque cependant dans la partie périphérique un dense réseau de fibres nerveuses qui se prolonge en dehors et envahit la zone de croissance. Dans cette dernière, on trouve par ci par là une cellule, dont la nature névroglique est incontestable. Les fibres nerveuses, qui constituent les éléments principaux de la zone de croissance, se

subdivisent en de nombreux filaments, s'anastomosent entre elles et forment un réseau très compliqué.

En somme, les fragments de canal neural d'embryons de Poulet relativement âgés, montrent uniquement une croissance des fibres nerveuses, et très peu ou point de migration cellulaire, phénomène qui s'observe, ainsi qu'on le verra plus loin, dans les cultures des tissus nerveux jeunes.

Dans ces cultures de fragments de canal neural (prosencéphale, mésencéphale, rhombencéphale ou moelle) complètement isolé du mésenchyme, chez des embryons de Poulet de 3 jours, on constate, pendant les premières 24 heures, une poussée très active des prolongements névrogliques ainsi que des expansions nerveuses qui, comme dans les cas précédents, rayonnent autour de l'explantat. Dans la suite, cette croissance est accompagnée d'une migration

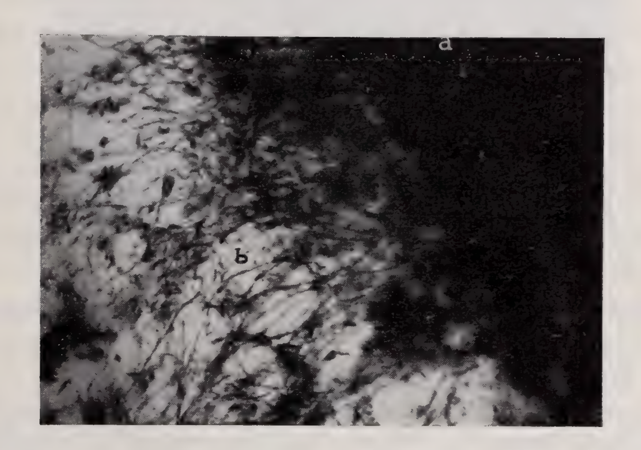


FIG. 1.

Microphoto d'une culture d'un fragment de canal neural d'un embryon de Poulet de 5 jours.

Imprégnation argentique. Gross. 200.

a) Fragment primitif.
b) Zone de croissance formée presque uniquement des fibres nerveuses.

de cellules dont la nature ne devient claire qu'après l'imprégnation argentique. Mais déjà avant, sur des cultures vivantes, on peut se rendre compte que ces éléments émigrés sont pour la plupart de nature névroglique; seulement, de ci de là, on aperçoit un neurone

en différenciation, qui se reconnaît grâce à ses prolongements très fins. Parfois, de telles cellules nerveuses, détachées du fragment primitif se concentrent et forment un îlot qui donne naissance à un faisceau de fibres allant vers l'explantat primitif.

Après imprégnation argentique, on voit, comme dans les cas décrits plus haut, que la différenciation nerveuse est très avancée. Dans l'explantat même les cellules se trouvent au stade unipolaire, bipolaire et multipolaire; les prolongements auxquels elles donnent naissance forment un réseau très dense dont l'importance augmente au fur et à mesure qu'on s'approche de la périphérie. Quant à la zone de croissance, elle diffère légèrement de celle que nous venons d'observer dans les cultures de canal neural d'embryons âgés.

Les prolongements névrogliques très nombreux se montrent sous l'aspect de fibres épaisses de couleur brun clair, se subdivisant et donnant naissance à de nombreuses collatérales. Il n'est guère possible de les confondre avec les expansions nerveuses très fines et de couleur tout à fait noire. Les fibres nerveuses, qu'on rencontre dans la zone de croissance, sont presque toutes originaires du fragment primitif; elles sont moins nombreuses que dans les cultures de fragments plus âgés, mais elles ont une direction analogue. D'autre part, elles émettent des collatérales qui s'anastomosent entre elles et constituent un réseau assez dense au pourtour de l'explantat.

Quant aux éléments cellulaires émigrés, ils sont nettement de nature névroglique; on trouve rarement parmi ces cellules un neurone différencié.

La figure II nous montre une culture d'un fragment d'encéphale d'embryon de Poulet de 3 jours: l'explantat situé à droite est trop épais et foncé pour qu'on puisse se rendre compte de son degré de différenciation. Dans la zone de croissance, on aperçoit de nombreuses fibres nerveuses allant dans tous les sens. Les cellules qui constituent le fond de la préparation sont toutes de nature névroglique. Un amas cellulaire nerveux séparé du fragment primitif s'est formé, ainsi que nous avons pu le voir au cours de la croissance, par la migration des cellules les unes après les autres.

Ces cellules différenciées sont pour la plupart au stade bipolaire, et donnent naissance d'une part à un faisceau nerveux qui va rejoindre le fragment primitif et d'autre part à un faisceau se dirigeant en sens contraire. A part cet amas, qui d'ailleurs se rencontre

très rarement, on ne trouve presque point de cellules nerveuses dans la zone de croissance.

Les fragments de canal neural d'embryons de Poulet encore plus jeunes, soit de 60 heures, cultivés *in vitro* montrent certaines particularités qui les distinguent des cas précédents.

Dans l'explantat même, la différenciation est relativement assez avancée; les cellules s'y trouvent aux différents stades de leur transformation et les fibres nerveuses constituent un réseau très dense.

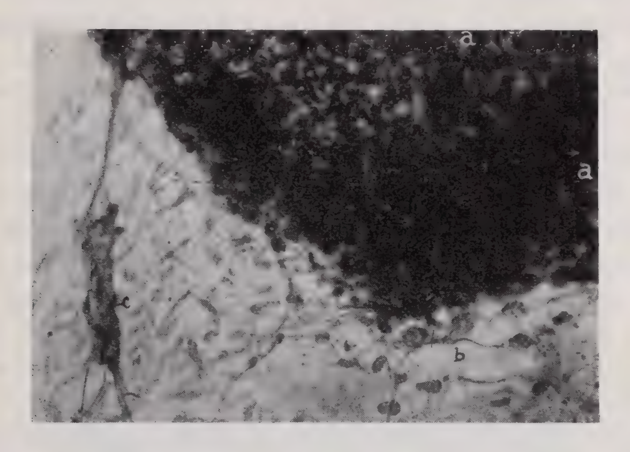


Fig. 2.

Microphoto d'une culture d'un fragment du canal neural d'un embryon de Poulet de 3 jours.

Imprégnation argentique. Gross. 200.

a) Fragment primitif.
b) Zone de croissance où l'on trouve des fibres nerveuses et des cellules.
c) Amas de neuroblastes émigrés.

Dans la zone de croissance, la majorité des prolongements semble être de nature névroglique: ils sont très épais et se colorent avec l'argent réduit en brun clair. Parmi ces éléments de soutien on trouve un nombre encore assez considérable de fibres nerveuses issues directement de l'explantat. Ces fibres sont assez fines et ne donnent que rarement naissance à des collatérales. Quant à l'émigration cellulaire, elle paraît aussi dans ce cas être presque exclusivement de nature névroglique; par ci par là, on rencontre une cellule nerveuse différenciée.

Les cultures, faites à partir de canal neural d'embryons de Poulet encore plus jeunes (de 40 à 48 heures) complètement isolé du mésenchyme environnant, montrent encore une différenciation assez prononcée.

Cette différenciation est d'autant plus avancée et abondante que l'explantat provient de la partie la plus antérieure du tube nerveux. Ainsi les fragments de la vésicule cérébrale antérieure semblent être nettement supérieurs, au point de vue de leur croissance *in vitro*, à ceux de la moelle.

Dans l'explantat lui-même comme dans les cultures de tissus plus avancés, les cellules révèlent un réseau filamenteux assez dense. Les fibres nées de ces neurones franchissent les bords de l'explantat et vont se perdre, à peu de distance, dans la zone de croissance. Dans celle-ci, on rencontre un grand nombre d'éléments névrogliques, qui rendent très difficile l'étude d'une telle culture vivante; mais après imprégnation argentique, les fibres nerveuses en nombre déjà considérable s'y révèlent avec beaucoup de netteté. Comme dans les cultures plus âgées, les cellules en migration sont presque toutes d'aspect névroglique. Cependant le nombre des éléments nerveux détachés du fragment primitif, qu'on trouve dans la zone de croissance, devient nettement supérieur à celui des cas précédents.

La figure III montre une partie de la zone de croissance d'une culture du canal neural d'un embryon de Poulet de 40 à 48 heures. Cet explantat, qui a été fixé après 2 jours de culture, est bien avancé dans sa différenciation; en dehors du fragment, on trouve un dense réseau de fibres nerveuses. Ces fibres se trouvent accompagnées d'un grand nombre de cellules qui, pour la plupart, sont de nature névroglique, mais quelquefois on trouve un neuroblaste tout à fait typique.

Au-dessous de 40 heures, la culture des tissus nerveux devient de plus en plus difficile. Nous avons cependant réussi à obtenir de bons résultats à partir d'embryons de Poulet de 36 heures. Les fragments de canal neural de tels embryons, isolés autant que possible du mésoderme, ont été cultivés pendant 2 à 4 jours.

Au moment de la croissance, il nous était impossible de nous rendre compte de la valeur de telles préparations. On y voyait une croissance très active, mais qui ne donnait pas l'impression d'être de nature nerveuse. On aurait dit qu'il s'agissait uniquement d'une poussée névroglique. Après imprégnation argentique, nous nous

sommes rendu compte qu'en réalité, ce sont surtout les éléments névrogliques qui se sont multipliés dans ces cultures, mais les cellules nerveuses ont également subi des transformations importantes. Si tous les neuroblastes ne sont pas différenciés, on trouve au moins de ci de là quelques cellules nerveuses à réseau neurofibrillaire et donnant naissance à un ou deux prolongements. Il s'agit là de neurones uni- ou bipolaires, dont les expansions très courtes sortent rarement en dehors du fragment, de sorte que la zone de croissance est formée uniquement, ainsi que nous venons de le dire, d'éléments névrogliques.

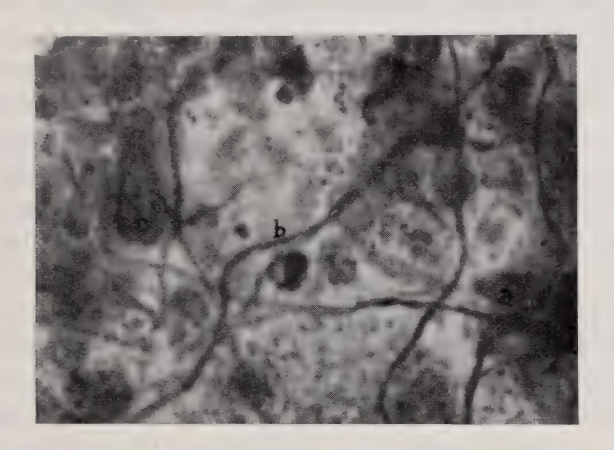


Fig. 3.

Microphoto d'une culture d'un fragment du canal neural d'un embryon de Poulet de 40-45 heures.

Imprégnation argentique. Gross. 700.

Dans la zone de croissance qu'on voit sur cette figure on trouve:
a) des neuroblastes unipolaires;
b) des fibres nerveuses, et
c) des éléments névrogliques.

Des observations que nous venons de faire, il semble que la différenciation nerveuse est possible *in vitro* à partir de fragments de canal médullaire d'embryons de Poulet de 32 à 36 heures. Au-dessous de cet âge, les explantats comprenant uniquement les tissus nobles, bien isolés du mésenchyme, ne subissent aucune transformation filamenteuse. Dans de telles cultures, on ne voit qu'une croissance névroglique; les neuroblastes conservent une

forme ronde et ne montrent pas trace de neurofibrilles, même 48 heures après l'explantation.

Il faut remarquer que cette absence de différenciation dans les cultures de canal neural des jeunes embryons, ne s'observe que lorsque ces explantats sont bien isolés du mésenchyme. Car dans les cas où les fragments comprennent également le tissu de soutien qui entoure le système nerveux, les résultats sont tout à fait différents, ainsi que nous le montrerons plus loin. Pour le moment, nous tenons à attirer l'attention sur le fait que dans les cultures de fragment de canal neural d'embryons de Poulet, la différenciation est localisée presque exclusivement dans l'explantat lui-même. Dans la zone de croissance, nous ne trouvons que des éléments névrogliques et des fibres nerveuses issues du fragment; les cellules nerveuses en migration sont assez rares, à l'encontre des cultures des ganglions, où les neuroblastes se déplacent en abondance. Les fibres nerveuses sont d'autant plus nombreuses que la culture provient d'un embryon plus âgé. Elles diminuent, pour complètement disparaître dans les explantats d'embryons de 32 heures.

D'autre part, la différenciation est beaucoup plus prononcée dans les cultures provenant du prosencéphale que dans celles du rhombencéphale et de la moelle (chez les embryons de Poulet au delà de 40 heures). Quant à la direction des fibres, elle semble être sans aucune détermination quelconque; la croissance se fait dans tous les sens.

Pour compléter notre étude, afin d'élucider la cause de la différenciation neuronale, nous avons essayé de cultiver des fragments de canal des expériences précédentes, mais sans les isoler; les explantats comprenaient alors, outre les éléments nerveux, tout le mésoderme et ectoderme environnant; en d'autres termes, on peut dire qu'il s'agissait là de fragments du dos entier de l'embryon.

Dans ces cas, nous avons obtenu la différenciation des neuroblastes à partir d'embryons de Poulet très jeunes, soit même de 24 heures. Mais dans ces conditions, seuls les fragments de rhombencéphale et ceux de la moelle montrent une neurofibrillation; par contre ceux du prosencéphale et du mésencéphale restent indifférents.

Ainsi, si nous examinons la culture d'un fragment de vésicule cérébrale antérieure ou moyenne d'un embryon de Poulet de

24 heures, comprenant en outre la peau et le mésenchyme qui l'entourent, nous y voyons, après 2 jours de croissance, une multiplication abondante des éléments de soutien, ainsi que de ceux de l'ectoderme; les cellules nerveuses, par contre, restent rondes et ne révèlent pas (après imprégnation argentique) trace de neurofibrillation.

Dans les fragments du dos d'embryons de Poulet de 24 heures on décèle, après deux jours de culture, des transformations très importantes. Dans ce cas, comme nous venons de le dire, l'explantat comprenait tous les tissus qui entourent le système nerveux. Ces éléments ectodermiques et mésodermiques subissent leur transformation comme *in vivo*, sauf qu'en plus ils marquent un étalement et par là une migration cellulaire très prononcée qui a tendance à envahir toute la culture.

Les ganglions craniens, qui se trouvent également très souvent compris dans l'explantat, ne restent pas non plus indifférents. Après 48 heures de culture, ces ganglions se présentent sous forme d'un amas cellulaire plus ou moins limité du mésenchyme qui l'entoure. Ces ganglions sont situés à côté du fragment de la vésicule cérébrale postérieure, dont ils sont séparés par un espace clair contenant une couche assez mince d'éléments conjonctifs. Les cellules ganglionnaires sont à ce moment en pleine différenciation et se présentent sous l'aspect unipolaire ou bipolaire. Comme dans l'embryon *in vivo*, elles contribuent à former par leurs prolongements deux faisceaux de fibres prenant des directions opposées, l'un allant vers le fragment du rhombencéphale, et l'autre vers le mésenchyme. Je ne veux pas m'étendre sur la description de ces ganglions qui sera faite ailleurs, et je passe à l'étude du fragment de canal central qui nous intéresse en particulier dans ce travail. Dans ce fragment, la majorité des cellules nerveuses ont déjà commencé leur différenciation filamenteuse et ont pris la forme unipolaire ou bipolaire. Les prolongements qui en naissent sont relativement longs, mais ils restent pour la plupart dans l'explantat lui-même, où ils constituent comme *in vivo* une couche de substance blanche périphérique qui est cependant encore peu prononcée. Par endroits, on voit sortir du fragment de la vésicule cérébrale postérieure quelques fibres, parfois une ou deux seulement, qui se dirigent vers les ganglions situés à côté et qui vont rejoindre les prolongements des éléments sensitifs. Ils contribuent, peut-on

dire, même *in vitro* à la formation de la racine motrice des nerfs mixtes.

La figure IV représente une culture d'un fragment de la tête d'embryon de Poulet de 24 heures. Cet explantat comprend la peau, le mésenchyme, le ganglion du trijumeau et une portion du rhombencéphale. Comme je viens de le dire, toutes ces parties ont subi leur différenciation, et dans le ganglion on trouve un grand nombre de cellules bipolaires formant déjà un nerf assez long. Mais tout cela n'est pas visible sur la figure; celle-ci nous montre uniquement le bord du fragment de la vésicule cérébrale postérieure, où l'on aperçoit un neuroblaste piriforme donnant naissance à un prolongement assez long qui va rejoindre le faisceau des fibres issues des éléments sensitifs. Un peu à distance de ce neurone différencié, on voit une fibre nerveuse également d'origine rhombencéphalique, se dirigeant vers le ganglion.



Fig. 4.

Microphoto d'une culture du rhombencéphale avec tous les tissus qui l'entourent. Embryon de Poulet de 24 heures.

Imprégnation argentique. Gross. 700.

a) Fragment de la vésicule cérébrale postérieure.
b) Neurone unipolaire avec son prolongement.
c) Fibre nerveuse issue du rhombencéphale et allant vers le ganglion situé au voisinage.

Dans les cultures de fragments du dos (de la région moyenne du corps) d'un embryon de Poulet de même âge que le précédent, comprenant la moelle, les somites et la peau qui l'entourent, nous avons constaté un phénomène encore plus frappant. Au moment de l'explantation, le système nerveux se présentait, dans la culture, sous la forme d'une gouttière ouverte; il s'est étalé et a repris son aspect de plaque neurale se continuant latéralement avec l'ectoderme. De chaque côté du fragment médullaire, on a trouvé, 48 heures après l'explantation,

des épaississements mésodermiques rappelant par leur forme les somites. Ceux-ci, bien évolués, se trouvent séparés du fragment neural par un espace un peu plus clair que le reste de la culture et ne comprenant que l'ectoderme recouvert de quelques éléments conjonctifs. Le fragment du canal neural, considérablement épaissi, a subi au cours de 18 heures de culture sa différenciation presque normale. On y trouve de nombreuses cellules unipolaires et bipolaires qui contribuent à former par leurs prolongements, comme c'est le cas *in vivo*, une commissure, ventrale, un faisceau longitu-

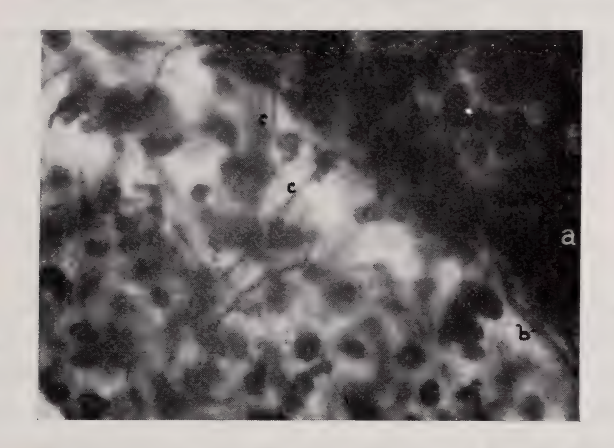


Fig. 5.

Microphoto d'un fragment de la moelle avec les tissus qui l'entourent. Embryon de Poulet de 24-30 heures.

Imprégnation argentique. Gross. 700.

a) Plaque médullaire où l'on voit deux ou trois fibres constituant le
b) Faisceau longitudinal.
c) Fibres radiculaires motrices ventrales se dégageant de la moelle.

dinal et un grand nombre de fibres qui s'échappent en dehors du fragment neural, pour aller se perdre au contact du mésoderme.

Ce qui est frappant dans ce cas, c'est que même *in vitro* les fibres nerveuses ne se sont pas dispersées dans tous les sens, comme nous l'avons constaté avec des fragments de canal neural d'embryons plus âgés, mais complètement isolés du mésoderme. Par contre, dans ces explantats comprenant en outre tous les tissus qui entourent le système nerveux, ces fibres prennent une orientation tout à fait typique. Car même les prolongements qui sortent

au dehors, pour aller se perdre dans le mésoderme, n'ont pas une direction quelconque; on a nettement l'impression de racines motrices primitives échelonnées tout le long de la moelle.

La figure V montre une telle culture. On y voit en haut le fragment de moelle et en bas le mésenchyme environnant. Le long du bord du canal neural on aperçoit un faisceau de fibres longitudinales et une série de prolongements, à direction presque perpendiculaire par rapport à ce faisceau, qui ne sont autre chose que les racines motrices primitives.

En somme les fragments de canal neural d'embryons de Poulet très jeunes, même de 24 heures, peuvent subir leur différenciation neurofibrillaire *in vitro*. Mais pour que ce phénomène ait lieu, il faut alors que l'explantat comprenne tous les autres tissus (ectoderme et mésoderme) qui entourent le système nerveux.

DISCUSSION

Des travaux d'embryologie expérimentale de ces dernières années, nous savons que la différenciation de la cellule nerveuse se trouve en grande partie sous l'influence des organes périphériques. Ce phénomène, déjà aperçu par Braus, Shorey et Duerken il y a un quart de siècle, a trouvé dernièrement confirmation à la suite de nombreux travaux très démonstratifs.

Après la destruction du bourgeon du membre antérieur chez les larves de *Bombinator*, Braus (1906) a constaté que, vers la métamorphose, il y avait du côté opéré une réduction du plexus brachial.

D'après Shorey (1909) la destruction de l'ébauche de l'aile chez l'embryon de Poulet, ou du bourgeon d'une patte chez les larves des Amphibiens, est suivie d'un développement défectueux du système nerveux; les ganglions rachidiens, les nerfs, ainsi que les cornes antérieures de la moelle sont réduits de volume.

Duerken (1911) constate également chez les larves de Batraciens une asymétrie dans le système nerveux à la suite de la destruction de l'une des extrémités.

Des travaux de Detwiler (1919; 1920-23) il résulte que seuls les ganglions rachidiens se trouvent sous l'influence des organes périphériques. Après transplantation de l'ébauche de membres supplémentaires chez les larves d'Amblystome, cet auteur constata

une augmentation de 50% du nombre de cellules ganglionnaires différenciées. L'extirpation de la patte antérieure est suivie de la réduction des éléments sensitifs. DETWILER ne trouve pas un changement quelconque dans le nombre des cellules motrices de la moelle à la suite de la transplantation ou de l'extirpation de la patte antérieure. Il constate cependant, dans le premier cas, un épaississement des racines antérieures, qu'il attribue à la formation de nouveaux prolongements. (D'après lui, les cellules motrices donneraient naissance à des expansions supplémentaires). Le même nombre de cellules médullaires contribuerait, sous l'influence d'une surcharge d'innervation, à la formation d'un nombre plus considérable d'expansions. Cette hypothèse n'est généralement pas admise et certains auteurs croient plutôt à l'augmentation du nombre des éléments moteurs différenciés.

MAY (1930-33) constate qu'en empêchant la formation du membre postérieur chez les larves de *Discoglossus* on observe nettement une réduction de volume des cornes antérieures de la moelle lombo-sacrée. Après transplantation des membres supplémentaires, cet auteur signale une hyperplasie de la région motrice correspondante du canal neural.

SZEPSENWOL (1934-37), ayant fait sur des larves d'Amphibiens une série d'expériences de transplantation de membres supplémentaires, de parabiose unimédullaire, etc., qu'il étudia après imprégnation au nitrate d'argent, trouve que la surcharge d'innervation est suivie d'hyperplasie, non seulement des ganglions rachidiens, mais aussi de la région motrice de la moelle. Dans cette dernière, le nombre total de cellules n'augmente pas, mais par contre la quantité des éléments différenciés est nettement supérieure à la normale. SZEPSENWOL croit ainsi expliquer le désaccord entre les affirmations de DETWILER et de MAY, qui ne se sont servis dans leurs recherches que de techniques histologiques simples.

L'auteur américain, ayant compté le nombre total de neuroblastes, ne trouve pas un changement quelconque, bien que le volume des cornes antérieures de la moelle soit augmenté, ainsi que MAY l'a constaté, à la suite de la superdifférenciation de celle-ci.

D'après LEHMANN (1926-27) la forme de la moelle et l'orientation des ganglions rachidiens, ainsi que leur nombre et leur volume, seraient sous la dépendance des tissus cordo-mésodermiques.

Lorsque les myotomes d'un côté sont extirpés, après la fermeture du canal neural chez les larves de Batraciens, il n'y a pas formation, de ce côté, de ganglions rachidiens.

Detwiler (1930-34) prétend qu'après extirpation des somites, il y aurait bien formation de ganglions, mais leur nombre et leur volume seraient inférieurs à la normale.

Des expériences de Hamburger (1934) il résulte qu'également chez le Poulet les cellules nerveuses dépendent, dans leur différenciation, des organes périphériques. Après l'extirpation chez un embryon de 72 heures de l'ébauche de l'aile droite, cet auteur trouve, 5 à 6 jours après l'opération, une diminution notable du volume du plexus brachial, des ganglions rachidiens et des cornes antérieures de la moelle de cette région.

Les cellules nerveuses de l'encéphale semblent également dépendre, dans leur différenciation, des facteurs périphériques. Burr (1916) constate qu'après l'extirpation chez une larve d'*Amblystoma* d'une vésicule olfactive, la vésicule hémisphérique du côté opéré est hypoplasiée. L'extirpation de l'ébauche télencéphalique est suivie de régénération si l'on laisse sur place l'organe de l'odorat. Par contre, après la destruction de ce dernier, la vésicule hémisphérique ne régénère plus. Une vésicule olfactive surnuméraire greffée au voisinage de la normale est suivie d'une hyperplasie de la vésicule télencéphalique.

Larsell (1930) extirpa l'œil chez des larves de *Hyla Regilla* et trouva que cette opération est suivie d'une hypoplasie du lobe optique correspondant.

Szepsenwol (1935-37) constata que la cellule de Mauthner, neurone supérieur de la nage, qui se trouve situé dans le rhombencéphale, entre en différenciation seulement après que les éléments du ganglion latéral, déjà bipolaires, abordent par leurs prolongements centraux la vésicule cérébrale postérieure. Le déplacement de ce neurone géant à distance du ganglion latéral, à la suite de la rotation d'une moitié de la plaque neurale à 180°, est suivi de sa différenciation atypique ou de l'absence complète de neurofibrillation.

Toutes les publications d'embryologie expérimentale que je viens de citer et qui ne représentent qu'une faible partie des travaux concernant cette question, parlent nettement en faveur de l'influence des organes périphériques sur la différenciation de la cellule

nerveuse. Cette hypothèse devait trouver sa vérification dans les expériences de cultures de tissus, mais comme je l'ai montré plus haut, il n'existe pas encore de recherches démonstratives à ce sujet, excepté les expériences de Harrison qui cultiva des fragments de canal neural d'Amphibiens et qui a vu la croissance des prolongements à partir de cellules encore apolaires. Mais cet auteur, ainsi que je l'ai fait remarquer, a pris des fragments du dos de larves après la fermeture du canal neural; il est donc possible que dans ses cultures la différenciation neuronale ait eu lieu, 1° à cause de la présence d'autres tissus qui entourent le canal médulaire, ou 2° parce que ces éléments étaient déjà influencés avant la mise en culture.

De nos expériences, il ressort nettement que les celules nerveuses très jeunes, isolées de l'organisme, ne sont pas capables de subir leur différenciation neurofibrillaire. Dans des cultures de fragments du canal neural d'embryons âgés (au delà de 3 jours), les fibres qui apparaissent dans la zone de croissance ne sont pas le résultat de la différenciation primitive des neuroblastes, mais on peut dire avec certitude qu'elles sont toutes, sans exception, des éléments de régénération. Les prolongements qui existaient déjà avant la mise en culture, et qui ont été coupés pendant la séparation de l'explantat, reprennent vie déjà au cours des douze premières heures et rayonnent tout autour du fragment primitif. Ces fibres sont généralement très minces et n'ont pas les caractères des prolongements primitifs qui sont relativement épais et possèdent presque constamment un bouton terminal. On trouve dans des cultures de fragments âgés des expansions à bouton terminal, mais très rarement, et, enfin, l'arborisation très riche de ces fibres, qui se remarque d'emblée, ne ressemble guère à des expansions primitivement nées, qui restent pendant un certain temps sans donner de collatérales.

Dans des cultures de fragments provenant d'embryons plus jeunes, il y a aussi, en outre des fibres régénérées, des expansions primitives. Comme nous l'avons montré, on trouve dans la zone de croissance des neuroblastes émigrés qui ont subi leur différenciation neurofibrillaire et qui se sont transformés en unipolaires ou bipolaires, ce qui parlerait déjà en faveur de l'autodifférenciation. Mais il s'agit là de canal neural d'embryon de Poulet de 40 à 48 heures, stade auquel la différenciation a déjà débuté. Nous savons, des travaux de Tello (1924) et d'autres auteurs, que c'est à 40-44 heures que la neurofibrillation commence chez l'embryon

de Poulet; à 48 heures on trouve déjà des nerfs périphériques et, dans les centres, les faisceaux longitudinaux ainsi que les fibres commissurales qui sont en pleine croissance.

Il est donc possible que les fragments de canal neural d'embryon de 40 à 48 heures aient commencé leur différenciation déjà avant leur explantation, ou aient au moins été influencés par les tissus d'entourage qui, isolés de l'organisme, possèdent le pouvoir de se transformer. Le fait que les tissus nerveux d'embryons plus jeunes ne sont plus capables de subir une transformation quelconque lorsqu'ils sont isolés du reste de l'organisme, semble confirmer l'hypothèse de l'influence des organes périphériques sur la différenciation des cellules nerveuses.

Dans les fragments de canal neural d'embryons de Poulet de 36 heures cultivés *in vitro*, on trouve encore quelques cellules différenciées; le nombre de celles-ci diminue au fur et à mesure qu'on s'adresse à des embryons plus jeunes; elles disparaissent complètement dans des cultures provenant d'embryons de 32 heures. A ce stade, le canal neural n'est pas encore fermé; les deux lèvres de la gouttière sont déjà rapprochées l'une de l'autre, mais la soudure n'est pas encore accomplie. Nous ne croyons pas que ce soit la fermeture du tube médullaire qui joue un rôle dans la détermination de sa différenciation, puisque les fragments d'embryons même plus jeunes, comprenant tous les tissus qui entourent le canal neural, subissent nettement leur différenciation nerveuse.

Celle-ci dépend donc surtout des organes périphériques qui entourent normalement le canal neural. En faveur de cette hypothèse parle encore le fait que, dans les cas de culture de fragments du dos d'embryons jeunes, comprenant tous les tissus, seuls les explantats de la moelle et du rhombencéphale montrent une neurofibrillation. Par contre, ceux du prosencéphale restent sans changement. Cela s'explique par la présence dans la culture, dans le premier cas, des myotomes ou des autres ébauches musculaires, et par leur absence dans le second cas au pourtour des fragments de la vésucule cérébrale antérieure.

Le moment où les tissus périphériques influencent la différenciation nerveuse semble, chez le Poulet, être très précoce, soit déjà entre 32 et 36 heures. A partir de ce stade certains éléments nobles peuvent être considérés comme étant déterminés et par conséquent capables d'autotransformation.

Nous disons « certains éléments », car nous croyons que la détermination n'est pas globale, mais sélective. En d'autres termes, toutes les cellules nerveuses ne sont pas activées à la fois. C'est pourquoi le nombre des neuroblastes différenciés augmente au fur et à mesure que les fragments mis en culture proviennent d'embryons plus âgés.

Des expériences d'embryologie causale, il semble que l'influence des organes périphériques déterminant la différenciation des cellules nerveuses soit de nature spécifique. Un membre supplémentaire transplanté hétérotopiquement agirait sur les centres moteurs et sensitifs, tandis qu'un organe de la vie végétative activerait les noyaux sympathiques (Szepsenwol).

Dans les cultures de tissus il est difficile de vérifier ces données; toutefois, le fait que la différenciation n'est pas globale serait peut-être dû justement à la spécificité d'action. Tout au début, ce seraient les cellules liées à l'innervation du tissu le plus précoce qui seraient influencées dans leur différenciation, et au fur et à mesure que les organes périphériques se développent, ils activeraient d'autres éléments nerveux.

D'autre part, comme nous venons de le voir, lorsqu'il s'agit d'explantats isolés provenant d'embryons de Poulet relativement avancés (au delà de 40 heures), c'est le prosencéphale qui montre le plus de différenciation. Par contre, dans les cas de fragments du dos d'embryons jeunes, seuls ceux de la moelle ou du rhombencéphale entrent en différenciation neurofibrillaire; ceux de la vésicule cérébrale antérieure restent indifférents et cela malgré que les fragments qui contiennent également l'ectoderme et les tissus mésodermiques.

Comme nous le savons, la peau ainsi que les autres tissus de la tête reçoivent leur innervation des nerfs craniens, issus de la vésicule cérébrale postérieure et non pas du prosencéphale. C'est pourquoi ces éléments des feuillets (externe et moyen) n'ont pas influencé la différenciation des neuroblastes cérébraux. Or ce fait semble parler en faveur de l'action spécifique des organes périphériques.

Le prosencéphale serait donc influencé dans sa différenciation non pas par les tissus qui sont directement en contact avec lui, mais par ceux du corps qui se trouvent à distance. Ces organes périphériques, qui sont au voisinage immédiat de la moelle et du rhombencéphale, commencent par influencer les éléments du

cerveau antérieur qui ébaucheront les faisceaux longitudinaux; c'est seulement ensuite que les cellules du canal neural donneraient naissance aux nerfs périphériques.

Nous ne croyons pas, d'accord avec Szepsenwol et à l'encontre de la théorie de la Neurobiotaxis d'Ariens Kappers, que ce sont les faisceaux de projection qui influencent la différenciation des cellules des centres inférieurs, puisque, ainsi que nous venons de le voir, un fragment de moelle d'embryon de Poulet de 24 heures cultivé avec le mésoderme et la peau qui l'entourent, a subi normalement sa différenciation; comme chez l'embryon *in vivo*, on assiste à la formation d'une commissure ventrale, d'un faisceau longitudinal et des nerfs périphériques. La sortie et le trajet de ces nerfs, ainsi que toute la configuration des éléments du canal neural, semblent donc plutôt dépendre des tissus de voisinage que des centres supérieurs.

Quant au mécanisme de l'influence des organes périphériques sur les éléments nerveux, on peut envisager deux possibilités: il s'agit soit d'une action chimique, soit d'une action physique. Il nous est difficile à l'heure actuelle de trancher cette question; pour cela il faudrait faire encore de nombreuses expériences. En se basant sur les points que nous venons de citer, nous pouvons déjà dire que la théorie chimique semble difficilement acceptable, puisque le milieu de culture contenant l'extrait embryonnaire ne suffit pas par lui-même pour provoquer la différenciation des fragments isolés du canal neural d'embryons de Poulet très jeunes; pour que cette neurofibrillation ait lieu, il faut encore du mésoderme.

Le fait que la différenciation des cellules nerveuses ne peut se faire qu'en présence d'autres tissus vivants et que l'extrait ne suffit pas, parlerait donc en faveur de la théorie physique. Ces tissus agiraient par une sorte de rayonnement, ou simplement par leur activité individuelle fonctionnelle, etc. Les recherches ultérieures apporteront peut-être de la lumière dans cette question.

RÉSUMÉ

Des fragments de canal neural d'embryons de Poulet à différents âges ont été cultivés deux à quatre jours dans le plasma de Cobaye additionné d'extrait embryonnaire. Les explantats ont été ensuite

étudiés après imprégnation au nitrate d'argent suivant la technique de SZEPSENWOL.

Les fragments de canal neural complètement isolés du mésoderme d'embryons de Poulet relativement avancés (3-5 jours) montrent uniquement une croissance des fibres nerveuses qui se dirigent dans tous les sens. Dans les explantats d'embryons plus jeunes, 40-60 heures, on trouve, outre la croissance des prolongements, une migration des cellules qui sont pour la plupart de nature névroglique, et rarement des neuroblastes différenciés.

Les fragments de canal neural bien isolés d'embryons de Poulet de 32 à 36 heures montrent encore une différenciation; au-dessous de cet âge, on ne peut obtenir de neurofibrillation *in vitro* que si les explantats comprennent, outre les tissus médullaires, du mésoderme et de l'ectoderme qui entourent normalement la moelle.

Les fragments de prosencéphale et de mésencéphale accompagnés de très peu de mésenchyme d'embryons de Poulet de 24 heures ne montrent pas trace de différenciation après 48 heures de culture. Par contre, ceux de rhombencéphale et de moelle, entourés des somites, subissent leur neurofibrillation comme *in vivo*.

Nous basant sur nos observations, nous avons conclu que les fibres nées des fragments de canal neural avancé ne sont autre chose que les éléments de régénération. Dans des cultures d'explantats d'embryons jeunes, on observe la différenciation primitive des éléments nerveux, mais cette différenciation a seulement lieu lorsque les fragments proviennent d'embryons de 40 heures, où la neurofibrillation a déjà commencé ou du moins a déjà été déclenchée (embryons de 32 à 36 heures).

Le fait que les fragments isolés du canal neural d'embryons de Poulet de 24 heures ne se différencient pas et que cette neurofibrillation peut être déclenchée dans la culture par la présence du mésoderme et de l'ectoderme qui entourent normalement la moelle, nous permet de conclure que ce sont ces derniers tissus qui influencent l'évolution de la cellule nerveuse.

BIBLIOGRAPHIE

1904. Braus, H. *Einige Ergebnisse der Transplantation von Organanlagen bei Bombinatorlarven.* Verhand. der Anat. Gesellschaft, 18.Vers. Jena.

1905. —— *Experimentelle Beiträge zur Frage nach der Entwicklung peripherer Nerven.* Anat. Anz., Bd. 26.

1916. Burr, H. S. *The effect of the removal of the nasal pits on Amblystoma embryos.* Journ. Exp. Zool., vol. 20, p. 27-51.

1920. —— *The transplantation of the cerebral hemispheres of Amblystoma.* Journ. Exp. Zool., vol. 30, p. 159-169.

1924. —— *Some experiments on the transplantation of the olfactory placode in Amblystoma.* Journ. Comp. Neurol., vol. 37.

1928. —— *Experimental Hyperplasia in the brain of Amblystoma.* Anat. Record, vol. 38, p. 1-40.

1930. —— *Hyperplasia in the brain of Amblystoma.* Journ. Exp. Zool., vol. 55, p. 171-191.

1911. Burrows, Montrose T. *The growth of tissues of chicken embryo outside of the animal body, with special reference to nervous system.* Journ. Exp. Zool., vol. 10, p. 63-83.

1913. Coghill, G. E. *The correlation of structural development and function in the growth of the vertebrate nervous system.* Science, vol. 37.

1924. —— *Correlated anatomical and physiological studies of the growth of the nervous system in Amphibia. 3. The flow plate of Amblystoma.* Journ. Comp. Neurol., vol. 37, p. 37-69.

1924. —— *Rate of proliferation and differentiation in the central nervous system of Amblystoma.* Journ. Comp. Neurol., vol. 37, p. 71-120.

1925. —— *Proliferation, differentiation and orientation of cells as distinct factors in the early development of the nervous system of Amblystoma.* Anat. Record, vol. 35.

1929. —— *Anatomy and the problem of behavior.* Cambridge University Press, Macmillan.

1930. Costero, J. *Studien an Mikrogliazellen (sog. Hortega-Zellen) in Gewebeskulturen von Gehirn.* Arb. Staatsinst. Exper. Ther. Francf., vol. 23, p. 27-37.

1930. —— *Estudio del comportamento de la microglia cultivada in vitro. Datos concernientes a su histogenesis.* Mem. R. Soc. Esp. Hist. Nat., vol. 14, p. 125-182.

1919. Detwiler, S. R. *The effects of transplanting limbs upon the formation of nerve plexuses and the development of peripheral neurons.* Proc. Nat. Acad. Sci., vol. 5, p. 324.

1920. —— *On the hyperplasia of nerve centres resulting from excessive peripheral loading.* Proc. Nat. Acad. Sci., vol. 6.

1923. —— *Experiments on the transplantation of the spinal cord in Amblystoma, and their bearing upon the stimuli involved in the differentiation of nerve cells.* Journ. Exp. Zool., vol. 37.

1928. —— *Experiments on the reversal of the anterior end of the spinal cord in Amblystoma embryos.* Journ. Comp. Neurol., vol. 45, p. 191-210.

1929. —— *Further experiments upon the transplantation of embryonic spinal cord segments.* Journ. Exp. Zool., vol. 52, p. 351-366.

1930. —— *Observations upon the growth functions and nerve supply of limbs when grafted to the head of Salamander embryos.* Journ. Exp. Zool., vol. 55, p. 319-379.

1936. —— *Neuroembriology.* Macmillan, New York.

1911. Duerken, B. *Ueber frühzeitige Extirpation von Extremitätanlagen beim Frosche. Ein experimenteller Beitrag zur Entwicklungsphysiologie und -Morphologie der Wirbeltiere unter besonderer Berücksichtigung des Nervensystems.* Zeitschr. f. wiss. Zool., vol. 105, p. 727-828.

1930. Freifeld, H. et Ginzburg, A. *Wirkung des Anilins auf Gewebekulturen mit hystotypischem Wachstum.* Arch. Exper. Zellf., vol. 10.

1929. Grigorieff, L. M. *Wachstum und Differenzierung des Nervengewebes und seine Beziehungen zu anderen Geweben unter der Bedingung der Kultur in vitro.* Anat. Anz., vol. 68, p. 129-237.

1931. —— *Differenzierung des Nervengewebes ausserhalb des Organismus.* Arch. exper. Zellf., vol. 2, p. 483-519.

1933. —— *Differenzierung des Nervengewebes ausserhalb des Organismus.* Arch. exper. Zellf., vol. 13, p. 195-220.

1929. Hamburger, V. *Experimentelle Beiträge zur Entwicklungsphysiologie: Nervenbahnen in den Froschextremitäten.* Arch. Entw. Mech., vol. 69, p. 47-99.

1934. —— *The effects of wing bud extirpation on the development of the central nervous system in chickembryos.* Journ. Exp. Zool., vol. 68, p. 449-494.

1906. Harrison, R. G. *Further experiments on the development of peripheral nerves.* Amer. Journ. Anat., vol. 5, p. 121-131.

1907. —— *Observations on the living developing nerve fiber.* Proc. Soc. Exp. Biol. and Med., vol. 3, et Anat. Record, vol. 1.

1913. INGEBRIGTSEN, R. *Regeneration of axis cylinders in vitro.* Journ. Exper. Med., vol. 15, p. 412-415.

1916. —— *A contribution to the biology of peripheral nerves in transplantation. II. Life of peripheral nerves of mammals in plasma.* Journ. Exper. Med., vol. 23, p. 251-264.

1920. INGVAR, S. *Reaction of cells to the galvanic current in tissue cultures.* Proc. Soc. exp. Biol. and Med., vol. 17, p. 197-199.

1927. KAPEL, O. *Ueber Reinkultur von Epithel in vitro.* Arch. Exper. Zellf., vol. 4, p. 143-148.

1907. KAPPERS, Ariens C. U. *Die phylogenetischen Verlagerungen der motorischen Oblongatakerne. Ihre Ursache und Bedeutung.* Neurol. Zentralblatt, 1907. Rapport du Congrès internat. de psychiatrie et de neurologie, Amsterdam.

1908. —— *Weitere Mitteilungen über Neurobiotaxis. Die Selectivität der Zellenwanderung. Die Bedeutung synchronischer Reizwanderschaft, etc.* Folia Neurobiologica, vol. 1.

1908. —— *Weitere Mitteilungen über Neurobiotaxis.* 2. *Die phylogenetische Entwicklung des horizontalen Schenkels des Facialiswurzelknies.* Folia Neurobiologica, vol. 2.

1909. —— *Weitere Mitteilungen über Neurobiotaxis.* 3. *Ueber den Einfluss der Neurone des Geschmackskerns auf den motorischen Facialis und Glossopharyngeuskern und ihr Verhalten zur Radix descendens Nervi quinti.* Folia Neurobiologica, vol. 3.

1910. —— *Further contributions on Neurobiotaxis.* 4. *The migration of the abducens nucleus and the concomitating changes of its root fibres.* Psych. en Neur.

1911. —— *Id.* 5. *The migration of the motor cells of the bulbar Trigeminus, Abducens and Facialis in the series of vertebrates and the differences in the course of their root fibres.* Verhand. v. König. Akad. v. Wet. Amsterdam, Tweede Serie Deel, vol. 16, nº 4.

1911. —— *Id.* 6. *The migration of the motor root cells of the vague group and the formation of the hypoglossus nucleus from the spini-occipital system.* Psych. en Neur.

1912. —— *Weitere Mitteilungen über Neurobiotaxis.* 8. *Ueber die motorische Facialis und Glossopharyngeuswurzel bei niedern Vertebraten.* Folia Neurobiologica, vol. 9.

1913. —— *Phenomena of Neurobiotaxis in the central nervous system.* Section Anatomy and Embryology of the 17th Intern. Congress of Medicine, London.

1932. LARSELL, O. *The development of cerebellum in Amblystoma.* Journ. Comp. Neurol., vol. 54, p. 357-437.

1931. LAZARENKO, T. *Ein Beitrag zur Morphologie des Wachstums von embryonalem Nervengewebe in vitro.* Arch. exper. Zellf., vol. 71, p. 555-590.

1910. LEGENDRE, R. et MINOT, H. *Essais de conservation hors de l'organisme des cellules nerveuses des ganglions spinaux.* C.R. Soc. Biol., vol. 68, p. 795.

1910. —— *Id.* C.R. Soc. Biol., vol. 68, p. 839.

1910. —— *Influence de la dilution sur la conservation des cellules nerveuses des ganglions spinaux hors de l'organisme.* C.R. Soc. Biol., vol. 68, p. 885.

1926. LEHMANN, F. *Entwicklungsstörungen in der Medullaranlage von Triton erzeugt durch Unterlagerungsdefekte.* Arch. Entw. Mech., vol. 108, p. 243.

1927. —— *Further studies on the morphogenetic role of the somites in the development of the nervous system of Amphibians. The differentiation and arrangement of the spinal ganglion in Pleurodeles waltli.* Journ. Exp. Zool., vol. 49.

1913. LEVADITI, C. *Symbiose entre le virus de la poliomyélite et les cellules des ganglions spinaux, à l'état de vie prolongée in vitro.* C.R. Soc. Biol., vol. 74, p. 1179.

1926. LEVI, G. *Ricerche sperimentali sovra elementi nervosi svilupatti in vitro.* Arch. exper. Zellf., vol. 2, p. 244.

1934. —— *Explantation, besonders die Struktur und die biologischen Eigenschaften der in vitro gezüchteten Zellen und Gewebe. G. Nervengewebe.* Ergeb. d. Anat. u. Entwick., vol. 31, p. 593-670.

1913. MARINESCO, G. et MINEA, I. *Sur le rajeunissement des cultures des ganglions spinaux.* C.R. Soc. Biol., vol. 74, p. 299-301.

1914. —— *Sur la production expérimentale des lésions neurofibrillaires semblables à la lésion d'Alzheimer dans les cultures du tissu nerveux in vitro.* C.R. Soc. Biol., vol. 77, p. 455-457.

1930. MARTINOVIC, P. N. *Migration and survival in vitro of the nerve cells cultivated in the cerebro-spinal fluid of the young animal.* Arch. exper. Zellf., vol. 10, p. 145-156.

1923. —— *Survival in vitro of explants of the cerebral cortex of the cat cultivated in the cerebro-spinal fluid of the young animal.* Arch. exper. Zellf., vol. 12, p. 249-273.

1920. MATSUMOTO, S. *The granules, vacuoles and mitochondria in the sympathetic nerve fibres cultivated in vitro.* Bull. Hopkins Hosp., vol. 31, p. 91-93.

1930. MAY, R. M. *Répercussion de la greffe de la moelle sur le système nerveux chez l'embryon de l'Anoure Discoglossus pictus Oth.* Bull. Biol. de la France et de la Belgique, vol. 64, p. 355-387.

1932. —— *La transplantation animale.* Gauthier-Villars, éd., Paris.

1933. —— *Réaction neurogénétique de la moelle à la greffe en surnombre ou à l'ablation d'une ébauche de patte postérieure chez l'embryon de l'Anoure Discoglossus pictus Oth.* Bull. Biol. de la France et de la Belgique, vol. 67, p. 327-347.

1932. MIHÁLIK, P. V. *Beobachtungen an Gewebekulturen aus dem Gehirn von Hühnerembryonen.* Ung. Med. Arch., vol. 3.

1935. —— *Ueber die Nervengewebekulturen, mit besonderer Berücksichtigung der Neuronenlehre und der Mikrogliafrage.* Arch. exper. Zellf., vol. 37, p. 119-176.

1924. MINERA, I. *Culture in vitro de cellules nerveuses isolées.* C.R. Soc. Biol. Paris, vol. 99, p. 1353-1354.

1930. —— *Rapport des fibroblastes et des fibres nerveuses néoformées dans les cultures in vitro des ganglions spinaux.* C.R. Soc. Biol. Paris, vol. 103, p. 1354-1356.

1926. MOSSA, S. *Les caractères optiques des fibres nerveuses poussées in vitro à l'observation dans l'éclairage à fond noir.* C.R. Ass. Anat., XXIe réun., p. 408-412.

1929. —— *Ulteriori studi sulla rigenerazione dei neuriti e sulle modificazioni dei neuroblasti dei gangli spinali di embryone di pollo coltivati in vitro.* Arch. exper. Zelfl., vol. 7, p. 413-443.

1926. OLIVO, Q. M. *Comportamento del tessuto nervoso embrionale di Pollo coltivato per piu settimane in vitro.* Boll. Soc. Ital. Biol. Sper., vol. 1, p. 509-512.

1927. —— *Differenziazione e differenziazione del tessuto nervoso embryonale di Pollo coltivato per piu settimane in vitro.* Arch. exper. Zellf., vol. 5, p. 46-76.

1909. SHOREY, M. L. *The effect of the destruction of peripheral areas on the differentiation of the neuroblastes.* Journ. exp. Zool., vol. 7, p. 25-64.

1934. SZEPSENWOL, J. *La causalité de la différenciation neuronale chez les Batraciens.* C.R. Soc. Biol., vol. 167, p. 305-306.

1935. —— *La différenciation primitive et la nature de cellules de Mauthner chez les Amphibiens anoures et urodèles.* C. R. Ass. Anat., p. 475-482.

1935. —— *Une nouvelle technique d'imprégnation argentique du système nerveux.* C.R. Soc. Biol., vol. 120, p. 689-690.

1936. —— *Causalité de la différenciation de la cellule nerveuse et détermination de la croissance de ses prolongements.* Arch. Anat. Microscop., vol. 32.

1937. —— *Le trajet normal des nerfs sous l'influence des membres greffés en position hétérotopique chez des larves d'amphibiens urodèles.* Revue suisse de Zoologie, vol. 44, p. 71-103.

1937. —— *L'effet du déplacement de la cellule de Mauthner sur sa différenciation neurofibrillaire chez les larves d'Axolotl.* C.R. Soc. Biol., vol. 125, p. 56.

1937. —— *Production expérimentale de larves parabiotiques unimédullaires chez Amblystoma.* C.R. Soc. Biol., vol. 124, p. 1281.

1937. —— *Le système nerveux périphérique de larves parabiotiques d'Amblystoma punctatum.* C.R. Soc. Biol., vol. 124, p. 1283.

1937. —— *Technique d'imprégnation argentique des fibres nerveuses applicable à des pièces volumineuses ou à des cultures de tissus.* Bull. d'Histologie appliquée à la Physiologie. (Sous presse.)

1937. —— *Précocité de l'influence attractive des organes périphériques sur les nerfs.* C.R. Soc. Biol., Paris, vol. 125, p. 419.

1937. —— *Connexions des vésicules optiques et olfactives transplantées hétérotopiquement chez les larves d'Amblystoma punctatum.* C.R. Soc. Biol. Paris, vol. 125, p. 611.

1937. —— *Transplantation hétérotopique des vésicules optiques et olfactives et son effet sur leur différenciation neurofibrillaire.* C.R. Soc. Biol. Paris, vol. 125, p. 609.

1937. —— *Formation d'un ganglion ciliaire sur le trajet des nerfs brachiaux, sous l'influence d'une vésicule optique transplantée hétérotopiquement chez des larves d'Amblystoma punctatum.* CR., Soc. Biol. Paris, vol. 125, p. 732.

1937. —— *Influence des vésicules optiques et olfactives transplantées hétérotopiquement, à la place d'un membre antérieur, sur le trajet des nerfs rachidiens.* C.R. Soc. Biol. Paris, vol. 125, p. 730.

1921. Tello, J. F. *Les différenciations neuronales dans l'embryon de Poulet pendant les premiers jours de l'incubation.* Tran. Lab. Madrid, vol. 21, p. 1-95.

1923. —— *Gegenwärtige Anschauungen über den Neurotropismus.* Vorträge und Aufsätze über Entwicklung der Organismen, vol. 33.

1930. Verne, J. *La névroglie dans les cultures de tissu nerveux.* C.R. Ass. Anat. XXVe Réun., p. 302-313.

1930. — Wells, A. Q. et Carmichael, E. A. *Mikroglia: An experimental study by means of tissue culture and vital staining.* Brain, vol. 53, p. 1-10.

Tome 44, nº 30. — Octobre 1937.

Mission scientifique suisse en Angola, 1928-29, 1932-33.
Résultats zoologiques.

Dermatteri dell'Angola

par

C. MENOZZI
(Chiavari, Italia).

Con 7 figure nel testo.

Il collega Dr. A. Monard, conservatore del Museo di storia naturale di La Chaux-de-Fonds e capo della Missione scientifica svizzera nell'Angola, mi ha inviato in studio il materiale dei Dermatteri raccolti dalla Missione stessa. Il materiale in questione si compone di 38 esemplari, riferibili a 8 specie, due delle quali ritenute nuove.

Le uniche e scarse conoscenze che si hanno sulla fauna dermatterologica dell'Angola sono dovute al Rhen [1], il quale enumera 5 specie, oltre a due individui del genere *Bormansia*, che per il loro cattivo stato di conservazione, non sono specificamente identificabili, e dei quali pertanto non è possibile tenere conto. Col materiale riportato dalla Missione elvetica, le specie di forficule conosciute sin'ora dell'Angola sono le seguenti:

Karschiella pygmaea Rhen
Bormansia monardi n. sp.
Echinosoma wahlbergi Dohrn
Echinosoma occidentale Borm.
Nala intermedia n. sp.
Apachyus depressus Palis.
Apachyus murrayi Dohrn
Mesochelidura promontorii Burr
Forficula senegalensis Serv.
Diaperasticus erythrocephalus Ol.

In tutto sono 10 specie delle molte altre che sicuramente si debbono trovare nel vasto territorio della colonia. Ed è augurabile

[1] J. A. G. Rhen: *Some Dermaptera from Angola, Northern Rhodesia and Belgian Congo, with the description of a new species of Karschiella.* Trans. of the Amer. Entom. Soc., LIX, 1-10, 1933.

pertanto che nella prossima spedizione, che la Missione svizzera s'accinge ad intraprendere, possa raccogliere un maggiore materiale di questi interessanti insetti.

Bormansia monardi n. sp.

(Fig. 1 e 2.)

♂. Capo nero, oppure marrone scuro, con alcune setole, o meglio aculei, di colore giallo, posti ai suoi lati dietro gli occhi. Pressapoco così largo che lungo, con gli angoli occipitali leggermente arrotondati e col margine posteriore mediocremente incavato. Suture postfrontali segnate da due linee che originandosi dal margine antero-interno di ciascun occhio si congiungono all'estremità della sutura medio-posteriore. Questa è collocata entro ad un solco gradatamente allargato dall'avanti all'indietro. La metà anteriore del capo, cioè la parte all'innanzi delle suture postfrontali, è leggermente convessa, mentre quella posteriore è piana. La scultura fondamentale è formata da una sottile zegrinatura, sulla quale si sovrapongono numerosi piccoli granuli. Il clipeo e il labbro superiore sono di colore sempre più chiaro del resto del capo, pressochè lisci e lucidi. Le antenne sono uniformemente di colore rosso mattone e composte di 22 articoli di forma tipica del genere.

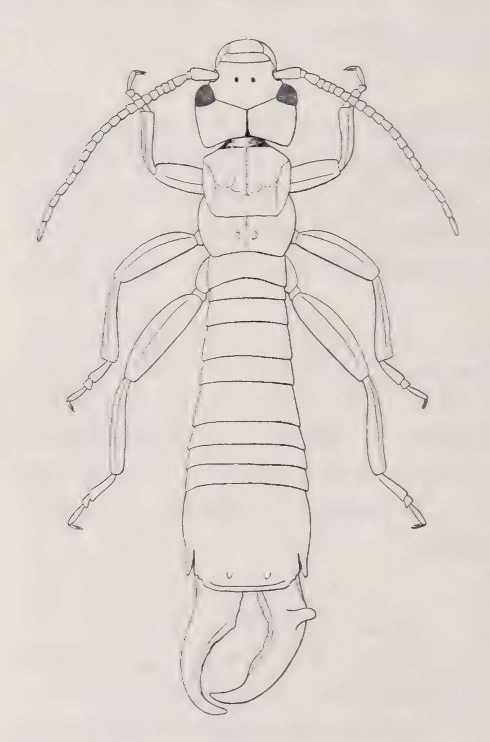


Fig. 1.
Bormansia monardi n. sp.
Maschio.

Pronoto, mesonoto e metanoto di colore eguale a quello del capo e con analoga scultura. Il primo appare un poco più stretto del capo, leggermente trasverso, coi lati debolmente convessi, gli

angoli anteriori arrotondati ed il margine posteriore diritto. Esso è fornito al dorso di un solco irregolare che lo divide in due parti, l'una, anteriore, è convessa ed è a sua volta percorsa longitudinalmente nel mezzo da una linea impressa, l'altra, posteriore, è piana. Il secondo è nettamente più largo del pronoto, coi lati arrotondati, fortemente carenati, convergenti dall'avanti all'indietro, col margine posteriore subtroncato e leggermente concavo. Il suo disco è pure diviso in due parti da una linea longitudinale mediana, più o meno marcata, che passa in mezzo a due piccole aree liscie e subrotonde, collocate in prossimità del margine posteriore. Il metanoto è corto, pressoché così largo in avanti che all'indietro, col margine posteriore concavo.

Zampe uniformemente di colore testaceo, con pubescenza e setole rossastre.

Addome di colore bruno pece con riflessi bluastri. I primi due tergiti sono opachi ed hanno una scultura simile a quella del pronoto, gli altri invece sono forniti di una fitta punteggiatura irregolare, più rada nell'ultimo tergite, e sono di sovente sublucidi. Gli sterniti sono tutti decisamente lucidi, pure punteggiati, con punti però di due sorta, piccoli e grandi. Pubescenza scarsa e brevissima, aderente al tegumento e di colore rossastra. L'ultimo tergite è quadrangolare, fornito in prossimità del margine posteriore di due piccoli tubercoli, più o meno sviluppati a seconda della statura degli esemplari, fra i quali si nota una lieve depressione limitata all'indietro da un solco trasversale. I lati sono forniti di una carena che si prolunga all'indietro e all'infuori in un dente ottuso, il quale oltrepassa di poco l'angolo del margine posteriore. Dalla base di questi denti il tergite è più stretto, il margine posteriore è subtroncato e alquanto sporgente sulle branche del forcipe, ed ha gli angoli ottusi, ai quali segue una bisinuosità ben distinta negli esemplari più grandi. Il nono sternite è linguiforme, coi lati carenati. Il pigidio non è visibile dal disopra.

Branche del forcipe asimmetriche, di colore eguale all'addome senza però alcun riflesso bluastro. La branca destra è irregolarmente curvata, un poco più corta della sinistra, dilatata nei $^3/_4$ della sua lunghezza, coll'estremità apicale leggermente piegata in alto e fornita all'estremità del terzo prossimale, nella faccia superiore, di un grosso dente subverticale e sporgente obliquamente all'infuori del margine esterno. La branca sinistra è dilatata nel terzo pros-

simale, poi gradatamente ristretta, cilindrica e leggermente incurvata sino all'apice e sprovvista di dente nella faccia superiore. Ambedue le branche hanno il margine interno fortemente crenulato per $^2/_3$ circa della loro lunghezza.

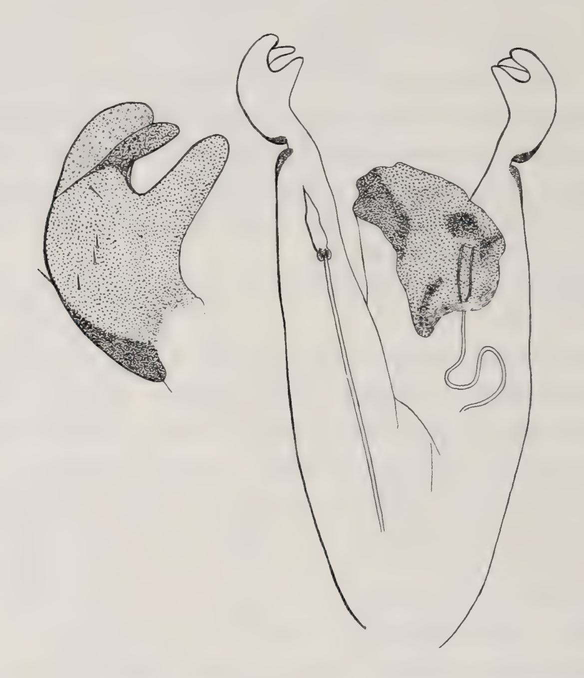


FIG. 2.
Pene di *Bormansia monardi* n. sp. e metaparamero destro di esso visto ventralmente a più forte ingrandimento.

Metaparameri convessi esternamente, terminati con due lobi subdentiformi, l'uno apicale e l'altro posto all'incirca nel mezzo del margine interno e separati da una profonda e stretta incavatura. Un terzo lobo infine, alquanto più piccolo degli altri due ora detti, ha origine al disotto della base del lobo apicale e viene a fraporsi fra questi e quello mediano. Il sacco prepuziale è tutto denticolato.

Lunghezza	totale del corpo dell'esemplare maggiore	23,7 mm.
»	del forcipe presa sulla branca sinistra .	5,8 »
»	totale del corpo dell'esemplare minore .	17,2 »
»	del forcipe presa sulla branca sinistra .	4 »

♀. Colorazione e scultura pressapoco eguale a quella del maschio. La pubescenza e le setole appaiono un poco più abbondanti.

Ultimo urotergite con lati normali, cioè senza carene e denti. Margine posteriore di esso con angoli arrotondati e con una impressione di forma triangolare posta proprio al disopra di ciascuna branca del forcipe. Le branche sono simmetriche, subcilindriche, diritte, con le punte leggermente incurvate l'una verso l'altra. Il loro margine interno è leggermente crenulato.

Lunghezza	totale del corpo dell'esemplare maggiore	21	mm.
»	del forcipe	5,8	»
»	totale del corpo dell'esemplare minore .	17,2	»
»	del forcipe	4	»

Ho avuto in esame di questa nuova *Bormansia* 15 esemplari, dei quali 9 maschi e 6 femmine, raccolti nelle seguenti località: Indungu VIII.1932, Kului VI.1932, Kakindo X.1928, Ebanga XI.1932, Chimporo XI.1928, Kalukembe XII.1932, Muleke I.1929, Sangevé II.1932 e Kuvangu III.1933.

Designo come allotipo l'esemplare ♂ di Muleke e come olotipo la ♀ di Kului. Queste località distano l'una dall'altra in linea d'aria un centinaio di chilometri circa e sono poste rispettivamente l'una ad oriente e l'altra ad occidente del fiume Kuvangu.

Le caratteristiche morfologiche esterne, che differenziano la *Bormansia monardi* dalla *B. africana* Verh. e *B. impressicollis* Verh., non sono molte marcate e mi avrebbero lasciato molto perplesso sulla sua identità, se la struttura dei metaparameri e delle sue appendici terminali non fossero risultate così diverse da quelle di queste due ultime specie. Si confronti in proposito le figure e le descrizioni che lo ZACKER da a pagina 348 e 349 dei suoi « Studien über das System der Protodermaptera » [1].

J. A. G. RHEN in un suo lavoro su alcuni Dermatteri dell'Angola (*l. c.*, pag. 6 dell'estratto) cita per la prima volta per questa regione il genere *Bormansia* in due specie, che per insufficienza di materiale non può specificamente identificare. E' molto probabile che l'una di queste specie debba riferirsi alla *B. monardi*.

Echinosoma whalbergi Dohrn.

Tre maschi raccolti a Rio Mbalé.

---

[1] Zoolog. Jahrb., Abt. f. Syst., Vol. 30, Berlin, 1911.

Echinosoma occidentalis Borm.

Un solo maschio di Vila da Ponte (Kuvangu).

Nala intermedia n. sp.

♂. Corpo pressochè glabro, di colore nero pece, eccetto i lati del pronoto rosso mattone. Branche del forcipe castagno rossiccio. Antenne brune, zampe testacee con una macchia bruna nel mezzo dei femori.

Capo lucido o sublucido, sottilmente zegrinato, più lungo che largo, con gli angoli posteriori arrotondati. Antenne di 19 articoli; il terzo articolo lungo quanto i due susseguenti presi insieme, questi, rispettivamente più corti di tutti gli altri, ad eccezione del secondo articolo.

Pronoto subrettangolare, di larghezza eguale al capo e leggermente più largo all'indietro che d'innanzi. I lati sono diritti e riflessi in alto, gli angoli ed il margine posteriore arrotondati. Parte mediana della metà anteriore del disco liscia e rigonfia, coi lati depressi; la metà posteriore è piana e rugosa. Elitre opache e scabrose, di lunghezza poco superiore a quella del pronoto, ed appena un poco più larghe di esso, coi lati carenati e con gli angoli ed il margine posteriore arrotondati. Ali rappresentate da una piccola squama ovale, interamente nascosta sotto alle elitre.

Addome sublucido, finemente punteggiato, coi lati dei segmenti pressochè paralleli. Pieghe tubercolari delle ghiandole odorifere mancanti. Ultimo tergite apparentemente di una metà circa più largo che lungo, leggermente solcato longitudinalmente nel mezzo, col margine posteriore distintamente bisinuato. Pigidio non visibile.

Branche del forcipe piuttosto corte, debolmente curvate, distanti fra di loro alla base, triquetre nei due terzi prossimali, poi cilindro-coniche fino all'apice. Inferiormente esse sono piane e percorse da un solco discretamente largo e profondo. Il loro margine interno non ha alcuna dilatazione, ed è soltanto fornito di un dente triangolare all'estremità del terzo prossimale, al quale seguono due denticini più o meno distinti.

Metaparameri stretti e di lunghezza di poco inferiore ai preparameri, coi lati diritti e terminati a punta piuttosto lunga. Nel loro complesso hanno la forma di un triangolo a vertice acuto.

Lunghezza del corpo	. . . .	9,8 mm.
» » forcipe	. . . . . .	3,5 »

♀. Colorazione eguale a quella del maschio. Pubescenza manifesta nell'addome, con qualche setola al margine posteriore di ciascun urite. Ultimo urotergite un poco più stretto di quello del maschio e col margine posteriore meno distintamente bisinuato. Branche del forcipe un poco più sottili, triquetre soltanto nella metà prossimale e col margine interno leggermente crenulato.

Lunghezza del corpo	9,5 mm.
» » forcipe	2,5 »

Un maschio e tre femmine di Kului.

Specie vicina a *Nala figinii* Bor. la quale è di statura un poco minore ed ha la base del margine interno delle branche del forcipe

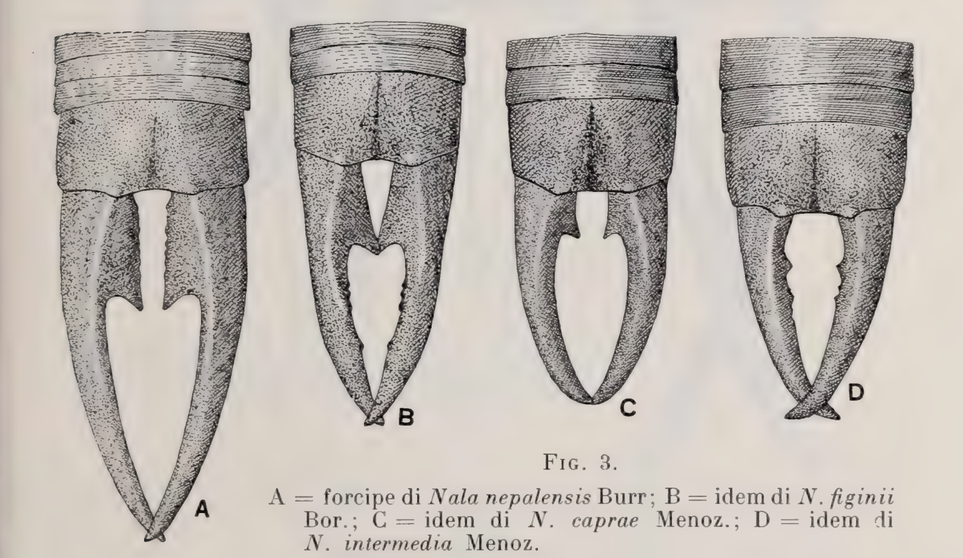


FIG. 3.

A = forcipe di *Nala nepalensis* Burr; B = idem di *N. figinii* Bor.; C = idem di *N. caprae* Menoz.; D = idem di *N. intermedia* Menoz.

fornita di una ampia dilatazione che termina in un grosso dente. Inoltre i metaparameri sono molto più corti di quelli di *N. intermedia* ed hanno il margine esterno convesso.

Il genere *Nala* è rappresentato sin'ora da 7 specie, 3 delle quali proprie dell'Africa etiopica, 3 della regione indo-malese-papuana ed 1 reperibile nel Sud Europa e in diverse regioni del continente africano ed asiatico.

La determinazione dei maschi di tutte queste specie può essere fatta con la seguente tabella:

1. Margine interno delle branche del forcipe dilatato alla base 2

— Branche del forcipe senza alcuna dilatazione basale al margine interno 4

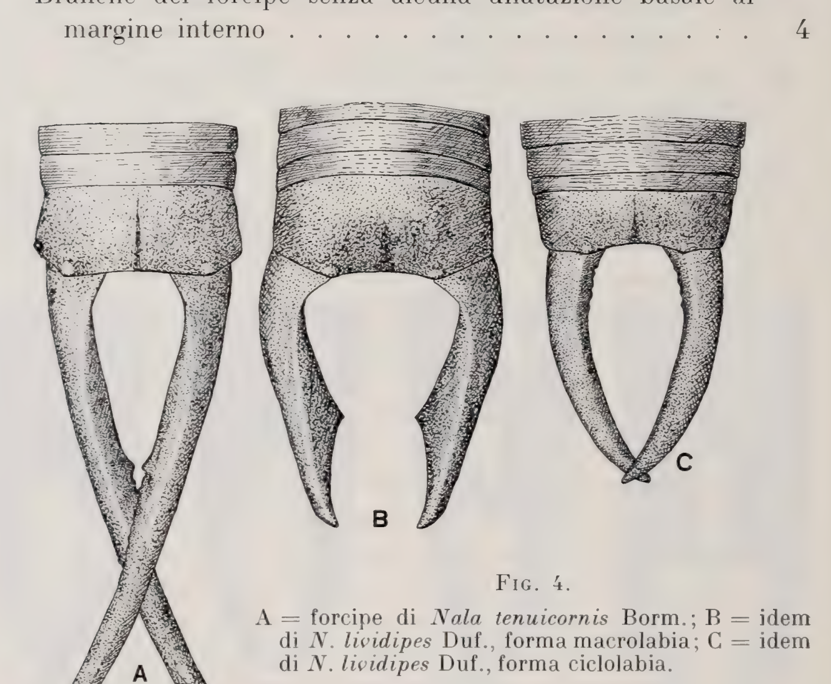


Fig. 4.

A = forcipe di *Nala tenuicornis* Borm.; B = idem di *N. lividipes* Duf., forma macrolabia; C = idem di *N. lividipes* Duf., forma ciclolabia.

2. Ali sviluppate e sporgenti dalle elitre 3

— Ali atrofizzate, ridotte ad una piccola squama completamente nascosta sotto alla rispettiva elitra. Metaparameri coi lati esterni convessi e distintamente più corti della virga (fig. 3 B e fig. 5 B). Eritrea e Mozambico.

Nala figinii Bor.

3. Dilatazione basale del margine interno delle branche del forcipe crenulate e di lunghezza eguale ad $^1/_3$ circa a

quella totale delle branche stesse. Metaparameri coi lati esterni debolmente convessi e lunghi quanto la virga (fig. 3 A e fig. 5 A). Nepal, penisola di Malacca.

Nala nepalensis Burr.

— Margine interno delle branche con dilatazione basale liscia e lunga $^1/_4$ della lunghezza delle branche stesse. Metaparameri coi lati esterni convessi e ben più corti della virga (fig. 3 C e fig. 6 C). Guinea Francese.

Nala caprae Menoz.

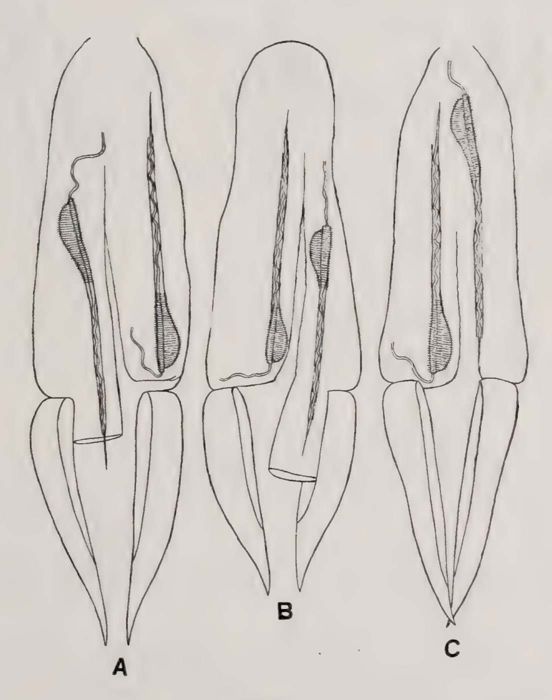


Fig. 5.

A = pene di *Nala nepalensis* Burr; B = idem di *N. figinii* Bor.; C = idem di *N. tenuicornis* Borm.

4. Ali sviluppate e sporgenti dalle elitre 5

— Ali ridotte ad una piccola squama nascosta sotto alle

elitre. Metaparameri coi lati esterni diritti e lunghi quanto la virga (fig. 3 D e fig. 6 A) Angola.

Nala intermedia Menoz.

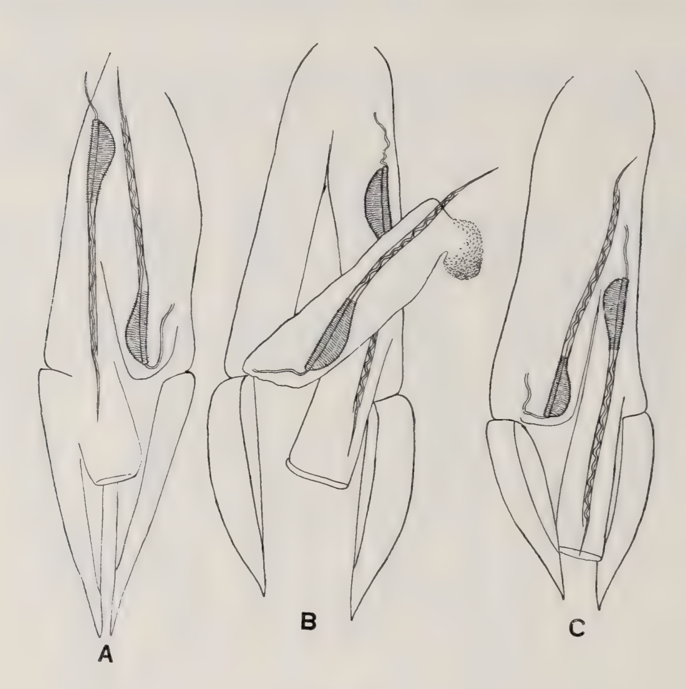


FIG. 6.
A = pene di *Nala intermedia* Menoz.; B = idem di *N. lividipes* Duf.; C = idem di *N. caprae* Menoz.

5. Addome a lati paralleli. Forcipe di lunghezza superiore ai cinque ultimi urotergiti 6

— Addome gradatamente allargato dall'avanti all'indietro (forma macrolabia) oppure cilindrico (forma ciclolabia), in ogni caso, il forcipe non supera mai la lunghezza dei cinque ultimi urotergiti. Il maschio ciclolabico ha le branche cilindriche e senza alcuna produzione odontoide al margine interno. Quello macrolabico ha una dilatazione al margine interno di ciascuna branca fortemente angolosa nel mezzo. Questa dilatazione ha origine però dopo la base della branca e termina prima dell'apice

di essa. Metaparameri coi lati esterni arrotondati e più corti della virga (fig. 4 B, C e fig. 6 B). Sud Europa, Asia ed Africa.

Nala lividipes Duf.

6. Margine posteriore dell'ultimo urotergite riflesso in alto nel mezzo e in forma di un breve triangolo. Margine interno delle branche provvisto di due denti, l'uno prossimo alla base, l'altro submediano. Pigidio fornito di un piccolo dente. Borneo [1].

Nala ornata Bor.

— Porzione mediana del margine posteriore dell'ultimo urotergite semplice. Branche del forcipe provviste nel margine interno, nel mezzo circa della loro lunghezza, di un dente ottuso, seguito da alcuni altri denticini. Metaparameri coi margini esterni diritti e lunghi pressapoco come la virga (fig. 4 A e fig. 5 C). Sumatra e Nuova Guinea.

Nala tenuicornis Borm.

Apachyus depressus Pal.

Un maschio di Chimporo ed una femmina di Rio Mbalé.

Mesochelidura promontorii Burr.

Una femmina ed un maschio di Lombala (Kalukembé), ed un altro maschio di Ebanga.

Il tipo di questo Forficulide è stato descritto di Caledon nella Colonia del Capo, e d'allora non mi risulta che sia stato più raccolto. Esso è pertanto una nuova specie per l'Angola.

Il maschio di Lambala è macrolabico. Il margine posteriore del suo ultimo urotergite è fornito a ciascun lato di un vistoso rilievo a forma di tubercolo che corrisponde all'inserzione di ciascuna branca del forcipe. Queste sono diritte sino alla metà circa della

---

[1] Non conosco in natura la *N. ornata* Bor. e pertanto non ho potuto dare le figure del pene e del forcipe di essa. Per quest' ultimo si veda la figura data dal Borelli nella descrizione originale contenuta nella sua nota *Dermaptères de Bornéo*, Journ. Fed. Malay Stat. Mus., Vol. XVII, pag. 182 e 183, 1932.

loro lunghezza, poi s'incurvano decisamente l'una verso l'altra sino all'apice. Viste di profilo esse sono per un breve tratto orizzontali, quindi leggermente piegato in basso. Il margine interno delle due branche ha una debole dilatazione, che interessa tutto il tratto diritto delle branche stesse, ed è provvisto di una serie di distinti denticini. Questo maschio ha il corpo lungo 10,8 mm ed il forcipe è lungo 3 mm.

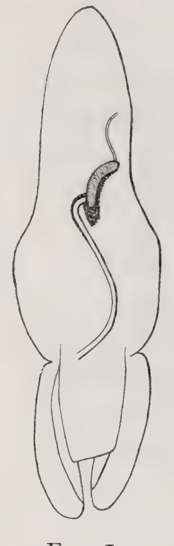


Fig. 7.
Pene di *Mesochelidura promontorii* Burr.

L'altro maschio di Ebanga è ciclolabico come il tipo e in tutto eguale ad esso.

Il pene (fig. 7) ha i metaparameri coi margini esterni convessi e terminati a punta arrotondata. La virga è piuttosto corta, curvata ad S e innestata alla vesicola un poco prima dell'estremità anteriore di questa e ad angolo retto.

Forficula senegalensis Serv.

Una femmina di Kului.

Diaperasticus erythrocephalus Oliv.

Quattro maschi ed una femmina delle seguenti località: Kapelongo, Mukoti, Ebanga.

Tome 44, n° 31. — Octobre 1937.

Mission scientifique suisse en Angola, 1928-29, 1932-33.
Résultats zoologiques.

Mantodea aus Süd-Angola

von

Dr Max BEIER
(Wien).

I. Verzeichnis der gefundenen Arten nebst Fundstellen.

1. *Ariusa conspersa* Stål. 1 ♀. Kovangu, III.1933.
2. *Tarachodes insidiator* W. Mas. 2 ♂♂. Kakindo X.1928.
3. *Galepsus damaranus* G. Tos. 1 ♂. Kuvangu IV.1932.
4. *Pyrgomantis wellmani* Rehn. 1 ♂. Kuvangu V.1932.
5. *Bolbena hottentota* Karny. 2 ♂♂. Kuvangu XII.1928.
6. *Entella angolensis* n. sp. 1 ♂, 1 ♀, 1 Larve. Kuvangu III.1933, Kasinga VII.1932, Kalukembe VIII.1928.
7. *Chroicoptera* sp. (*longa* G. Tos. ?). 1 ♂. Kuvangu XII.1928.
8. *Gonypetella deletrix* Rehn. 1 ♂. Ndongo V.1932.
9. *Hoplocorypha turneri* Beier ? 1 ♀. Bimbi X.1932.
10. *Hoplocorypha* spec. vic. *congica* G. Tos. 1 ♂. Rio Mbale IX.1928.
11. *Hoplocorypha* spec. vic. *striata* Beier. 1 ♂. Ebanga VIII.1928.
12. *Oxyothespis acuticeps* Sjöstedt. 1 ♂. Chimporo XI.1928.
13. *Miomantis scabricollis* Gerst. ? 1 ♀. Kuvangu XII.1928.
14. *Cilnia humeralis* Sauss. 2 ♂♂, 5 ♀♀, 1 Larve. Bimbi X.1932, Ebanga XI.1932, Kuvangu V.1932.
15. *Polyspilota aeruginosa* Goeze. 1 Larve. Dala IX.1932.
16. *Hierodula (Rhomboderella) scutata* Bol. 10 ♂♀. Kuvangu V.1932, III.1933, Bimbi X.1932, Kalukembe VIII.1928.
17. *Tenodera bokiana* G. Tos. 1 ♂, 1 ♀. Bimbi X.1932, Kului VII.1932.

18. *Ischnomantis fatiloqua* Stål. 1 ♂, 1 ♀. Kuvangu V.1932.
19. *Pseudoharpax laticollis* Beier. 2 ♂♂, 4 ♀♀. Kuvangu V.1932, III.1933, Bimbi X.1932.
20. *Heterochaeta pantherina* Sauss. 1 Larve. Kuvangu V.1932.
21. *Popa stuhlmanni* Rehn. 2 ♀♀. Sangeve II.1933.
22. *Danuria angolensis* Rehn. 3 ♂♂, 2 ♀♀. Larvae. Rio Mbale IX.1923, Kului VII.1932.
23. *Hemiempusa capensis* Burm. 2 ♂♂, 5 ♀♀, 1 Larve. Rio Mbale IX.1928, Bimbi X.1932, Sangeve I.1933, Kuvangu III.1933, Kalukembe VIII.1928.

II. Bemerkungen zu einzelnen Arten.

Entella angolensis n. sp.

Farbe des Männchens braun, die des Weibchens graubraun mit feinen dunkleren Punkten. Kopf breiter als lang. Scheitel leicht gewölbt. Frontalschild quer, mehr also doppelt so lang wie breit, der Dorsalrand gebogen. Pronotum ziemlich gedrungen, aber deutlich länger als breit, ohne Mediankiel, die Seitenränder beim Männchen glatt, beim Weibchen fein gezähnelt und mit einigen grösseren schwarzen Zähnchen in weiten Abständen. Elytren des Männchens lang, mit opakem, weiß gerandetem Kostalfeld, die des Weibchens kurz, so lang wie das Pronotum. Vordercoxen des Männchens unbewehrt, die des Weibchens mit einigen kleinen schwarzen Zähnchen. Vorderfemora mit 12 Innendornen, die beim Männchen distal etwas an Grösse zunehmen; doch sind die distalen Innendornen des Männchens nicht auffallend vergrößert. Vordertibien mit 8 Aussendornen und 10 Innendornen. Die beiden letzten Abdominalsternite des Weibchens ziemlich fein und weitläufig, wenig deutlich granuliert, ohne Mediankiel. Cerci beim Weibchen das Ende des Abdomens nicht erreichend. Die nach aufwärts gebogenen Genitaldornen des Weibchens verhältnismässig kurz und stumpf.

Körper L. ♂ 21 mm, ♀ 19 mm; Pronotum L. ♂ 4 mm, ♀ 5 mm; breit ♂ 2,5 mm, ♀ 3,5 mm; Elytren ♂ 20 mm, ♀ 5 mm; Vordercoxen ♂ 5 mm, ♀ 5 mm; Vorderfemora ♂ 6 mm, ♀ 6 mm; Hinterfemora ♂ 8 mm, ♀ 7 mm; Hintertibien ♂ 8 mm, ♀ 6,5 mm; Metatarsus der Hinterbeine ♂ 3 mm, ♀ 2,5 mm.

Type: 1 ♂, Angola, Kuvangu, März 1933.
Allotype: 1 ♀, Angola, Kasinga, Juni 1932.
Paratype: 1 ♂-Larve, Angola, Kalukembe, VIII.

Obwohl die Gattung *Entella* (wie auch die verwandte Gattung *Ligaria*) noch einer gründlichen Revision bedarf, können die vorliegenden Exemplare mit Sicherheit als einer neuen Art angehörend betrachtet werden. Sie stehen vermutlich der *E. delalandi* Sauss. am nächsten, von der sie sich aber vor allem durch den Besitz von 8 Aussendornen an den Vordertibien und andere Merkmale unterscheiden.

Gonypetella deletrix Rehn.

Ein mir vorliegendes Männchen aus Angola stimmt mit dieser aus Transvaal bekannten Art in allen Merkmalen und auch in der Färbung vollständig überein, hat aber rötlichbraune, nur an der Basis geschwärzte Femora aller drei Beinpaare. Auf diesen geringfügigen Färbungsunterschied eine neue Art zu gründen, erscheint mir nicht angängig. Vielleicht handelt es sich aber um eine neue Rasse, was allerdings ebenfalls erst weiteres Material aus Transvaal und Angola zeigen müßte.

Oxyothespis acuticeps Sjöstedt.

Das einzige vorliegende Männchen gehört wohl zweifellos dieser aus dem Congo beschriebenen Art an, ist aber etwas kleiner als die Type. Die Masse betragen: Körper L. 37 mm, Pronotum L. 10,5 mm, B. 4,5 mm, Metazone L. 7,5 mm, Elytren L. 17 mm.

Pseudoharpax laticollis Beier.

Diese von mir aus dem Mashonaland nach einem Weibchen beschriebene Art liegt nun auch aus Angola (1 ♂, 2 ♀♀ von Kuvangu, 1 ♂, 2 ♀♀ von Bimbi) vor. Sie ist hier bemerkenswert variabel und zwar nähern sich die Stücke aus Kuvangu in ihren Maßen sehr stark der Type; die von Bimbi sind aber, besonders im Pronotum, deutlich schlanker. Die Maße betragen: Körper L. ♂ 19-20 mm, ♀ 21 mm; Pronotum L. ♂ 4-4,5 mm, ♀ 4,5-5 mm; B. ♂ 2,6-3 mm, ♀ 3,2-3,8 mm; Metazone L. ♀ 2,3-2,5 mm, ♀ 2,5 mm; Elytren ♂ 18-20 mm, ♀ 16-18 mm; breit ♂ 4,5 mm, ♀ 4,5-5 mm; Vordercoxen ♂ 4,5-5 mm, ♀ 5,5 mm.

Tome 44, nº 32. — Octobre 1937.

INSTITUT DE ZOOLOGIE DE L'UNIVERSITÉ DE NEUCHÂTEL

Notes helminthologiques

par

H. HÜBSCHER.

Avec 12 figures dans le texte.

INTRODUCTION.

M. le professeur Dr O. FUHRMANN m'a chargé d'étudier une collection de Cestodes du Musée de Copenhague. Cette collection provient de M. BOVIEN qui l'a faite à Java en 1923. Elle comprend des Cestodes de Mammifères, d'Oiseaux et de Reptiles.

Pour des raisons indépendantes de ma volonté, je suis obligé d'interrompre ce travail. Dans les présentes notes, je publie seulement les premiers résultats que j'ai obtenus.

Dans le riche matériel, bien conservé, j'ai retrouvé une espèce d'*Hymenolepis* décrite jadis par v. LINSTOW chez une Musaraigne exotique. Cette espèce d'*Hymenolepis* m'a engagé à revoir toutes les espèces de ce genre connues jusqu'à aujourd'hui chez les Insectivores. Je fais également une révision des *Hymenolepis* de Chiroptères. Aux cinq espèces connues de ce groupe, j'ai pu en ajouter une sixième que j'ai trouvée dans mon matériel. En plus, je décris trois nouvelles espèces de Cestodes chez un Cypseliforme, *Macropteryx longipennis* Raffl.

Je tiens à exprimer mes remerciements sincères à M. le professeur FUHRMANN pour les précieux conseils qu'il m'a donnés; à M. MOHAMMED KHALIL BEY, professeur de Parasitologie à la Faculté de médecine du Caire, qui a obligeamment mis à ma disposition le matériel type de HILMY; à M. J. F. MEGGITT, professeur de Biologie à Rangoon (Birmanie), qui m'a envoyé tous les *Hymenolepis* de sa collection, me facilitant ainsi énormément la tâche. Je remercie aussi M. J. G. BAER, assistant, pour l'intérêt et les soins qu'il a voués au présent travail.

Les Hymenolepis des Insectivores.

Un grand nombre de Cestodes est déjà connu dans ce groupe de Mammifères. De nouvelles espèces ont été créées, sans qu'elles aient été suffisamment différenciées des espèces précédemment décrites. Il me semble utile de donner une vue d'ensemble des 27 espèces du genre *Hymenolepis* signalées jusqu'à aujourd'hui chez les Insectivores. J'ai eu à ma disposition la plupart des matériaux originaux de ces Cestodes, ce qui m'a engagé à tenter une révision de ce groupe très intéressant et bien délimité. Je discuterai d'abord les espèces qui deviennent synonymes d'espèces connues. Ensuite je donnerai une liste des espèces qui subsistent et une clef de détermination avec un tableau des crochets. J'ajouterai encore une courte diagnose des espèces se trouvant chez des Insectivores exotiques. La diagnose de toutes les autres se trouve dans Joyeux et Baer (1936 *a*).

Hymenolepis minutissima (Meggitt, 1927) est identique à *Hymenolepis jacobsoni* v. Linst. 1907 que je redécrirai ci-dessous. Ce Cestode provient d'une Musaraigne, *Crocidura murina* L., de Rangoon. L'auteur a mis à ma disposition tout le matériel original concernant ce Cestode. Il n'y a pas de différence ni dans l'anatomie des proglottis ni dans la forme des crochets. La lame du crochet se termine en une pointe très fine. Si l'on néglige ce fait, les mesures sont toujours trop petites. En comparant le matériel on constate l'identité des deux espèces.

Quant à *Hymenolepis furcata* (Stieda, 1862) Meggitt, 1927, il s'agit bien de l'espèce créée par Stieda en 1862. Par contre, le Cestode déterminé par Johri (1934) (p. 172) ne me semble pas être *Hymenolepis furcata*. Puisque l'auteur ne donne pas de dessin des crochets, il est impossible de la classer avec certitude.

Les espèces décrites par Hilmy (1936), *H. fuelleborni* et *H. loossi*, ont de grandes analogies avec *H. dodecacantha* Baer, 1925. Premièrement, on constate l'identité de *H. loossi* et *H. fuelleborni*. Le premier est dans un état tellement contracté qu'il est fort difficile de bien voir la forme des organes. L'unique échantillon n'est pas mûr. L'auteur donne quand même les dimensions des œufs, quoique ceux-ci ne soient pas mûrs. La forme des crochets est la même. D'après Hilmy leur longueur est de 25 μ. J'ai trouvé 28 μ et je crois que c'est encore trop court, car le crochet n'est pas vu de

profil. Dans l'anatomie il n'y a point de différences caractéristiques qui justifieraient le maintien de deux espèces. Nous pouvons donc les réunir en une. En ce qui concerne l'identité d'avec *H. dodecacantha*, il faut dire tout d'abord que l'ovaire n'est pas globuleux comme l'a dessiné BAER; il est nettement trilobé, comme j'ai pu le vérifier sur le type. La vésicule séminale interne existe aussi. Ces deux caractères différentiels invoqués par HILMY tombent. Quant à la forme des crochets, on voit facilement qu'elle n'est pas tellement différente. Le manche, plus pointu, ne constitue pas à lui seul un caractère différentiel suffisant.

Nous concluons que *H. loossi* Hilmy, 1936, est synonyme de *H. fuelleborni* Hilmy, 1936. Les deux étant synonymes de *H. dodecacantha* Baer, 1925.

Un autre Cestode de Musaraigne qui a été déterminé par HILMY, *H. tiara*, est bien l'espèce créée par DUJARDIN en 1845. Les différences minimes ne sont pas assez grandes pour créer une nouvelle espèce.

Liste des espèces du genre *Hymenolepis* des Insectivores, par ordre alphabétique.

H. alpestris Baer, 1931	*Neomys fodiens* Pall.	Europe
H. bacillaris (Goeze, 1782)	*Talpa europaea* L.	Europe
H. capensis Janicki, 1906	*Chrysochloris capensis* Lac.	Afrique
H. chrysochloridis Janicki, 1906	*Chrysochloris capensis* Lac.	Afrique
H. diaphana Cholodk., 1906	*Sorex araneus* L.	Europe
H. dodecacantha Baer, 1925	Musaraigne indéterminée	Afrique
H. erinacei (Gmelin, 1789)	*Erinaceus europaeus* L.	Europe
H. furcata (Stieda, 1862)	*Crocidura murina* L.	Asie
	Sorex araneus L.	Europe
H. globosa Baer, 1931	*Neomys fodiens* Pall.	Europe
H. jacobsoni v. Linst., 1907	*Crocidura murina* L.	Asie
	Crocidura coerulea (Kerr)	Asie
H. khalili Hilmy, 1936	*Crocidura* sp.	Afrique
H. maclaudi Joyeux et Baer, 1928	*Crocidura staempflii* Jent.	Afrique
H. macroscelidarum Baer, 1924	*Macroscelides brachyrhynchus* Smith	Afrique

H. magnirostellata Baer, 1931	*Neomys fodiens* Pall.	Europe
H. nagatyi Hilmy, 1936	*Crocidura* sp.	Afrique
H. neomidis Baer, 1931	*Neomys fodiens* Pall.	Europe
H. petrodromi Baer, 1931	*Petrodromus tetradactylus* Peters	Afrique
H. pistillum (Dujardin, 1843)	*Sorex araneus* L.	Europe
	Sorex alpinus Schinz	
	Crocidura russula Herm.	
H. polyacantha Baer, 1931	*Neomys fodiens* Pall.	Europe
H. scalaris (Dujardin, 1845)	*Sorex araneus* L.	Europe
	Crocidura russula Herm.	
H. scutigera (Dujardin, 1845)	*Sorex araneus* L.	Europe
H. singularis Cholodk., 1912	*Sorex araneus* L.	Europe
H. solitaria (Meggitt, 1927)	*Crocidura murina* L.	Asie
H. soricis Baer, 1925	*Sorex alpinus* Schinz	Europe
H. spinulosa Cholodk., 1912	*Sorex araneus* L.	Europe
	Sorex minutus L.	
H. tiara (Dujardin, 1845)	*Sorex araneus* L.	Europe
	Crocidura russula Herm.	
	Crocidura sp.	Afrique
H. uncinata (Stieda, 1862)	*Sorex araneus* L.	Europe
	Crocidura leucodon Herm.	

Clef de détermination pour les espèces susnommées.

Cette clef est basée sur celle de Joyeux et Baer (1936 *a*).

1	Scolex dépourvu de rostre	2
–	Scolex pourvu d'un rostre inerme	3
–	Scolex pourvu d'un rostre armé	5
2	Les trois testicules sont disposés en ligne droite, poche du cirre 24 à 30 µ	*soricis*
–	Les trois testicules sont disposés en triangle, p.d.c. 80 à 100/20 µ . .	*globosa*
3	Les trois testicules sont disposés en ligne droite, p.d.c. longue . . .	*erinacei*
–	Les trois testicules sont disposés en triangle, p.d.c. courte	4
4	Deux testicules poraux, un antiporal	*diaphana*

–	Deux testicules antiporaux, un poral, p.d.c. 80/30 μ	*alpestris*
5	Moins de 15 crochets	6
–	14 à 22 crochets de 10 μ, p.d.c. 57 à 58/14 à 21 μ	*pistillum* (fig. **21**) [1]
–	15 à 30 crochets	7
–	31 à 40 crochets	8
–	60 à 62 crochets de 15 à 16 μ, p.d.c. 80/20 μ	*polyacantha* (fig. **9**)
–	85 à 90 crochets de 21 μ, p.d.c. 85/25 μ	*nagatyi* (fig. **15**)
6	10 cr. de 11 à 13 μ, p.d.c. 150/30 μ .	*petrodromi* (fig. **1**)
–	10 cr. de 33 à 40 μ, p.d.c. 40/10 μ .	*scutigera* (fig. **10**)
–	10 cr. de 60 à 62 μ, p.d.c. 70 μ . .	*singularis* (fig. **16**)
–	10 à 12 cr. de 18 à 21 μ, p.d.c. 150/45 μ	*jacobsoni* (fig. **5**)
–	12 cr. de 32 à 34 μ, manche court, p.d.c. 130/20 μ	*dodecacantha* (fig. **18**)
–	12 à 13 cr. de 26 à 33 μ, manche long	*scalaris* (fig. **7**)
7	16 cr. de 16 à 18 μ	*solitaria* (fig. **17**)
–	16 à 18 cr. de 29 μ, p.d.c. 81 μ . .	*chrysochloridis* (fig. **13**)
–	18 cr. de 22 μ, lame courte, p.d.c. 80 à 100/20 μ	*neomidis* (fig. **2**)
–	18 à 20 cr. de 36,8 μ, lame plus longue que la garde, p.d.c. 200 μ . . .	*spinulosa* (fig. **20**)
–	18 à 22 cr. de 20 à 22 μ, garde plus courte que la lame, p.d.c. 130 μ .	*uncinata* (fig. **3**)
–	20 cr. de 19 μ, garde dépasse la lame, p.d.c. 133 μ	*macroscelidarum* (fig. **6**)
–	20 à 24 cr. de 30,4 μ, garde mince, p.d.c. 140/50 μ	*magnirostellata* (fig. **11**)
–	22 à 28 cr. de 26 à 28 μ, garde massive, lame droite, p.d.c. 50/10 μ .	*furcata* (fig. **12**)
–	23 cr. de 36 μ, p.d.c. 120/50 μ . .	*maclaudi* (fig. **19**)
8	28 à 40 cr. de 18 à 24 μ, lame courbée, garde courte, manche plus	

[1] Les chiffres en gras se rapportent aux numéros figurant sur les tableaux.

long que la moitié du crochet, p.d.c. 80/20 μ . . . . *tiara* (fig. **4**)
– 34 cr. de 55 à 63 μ, p.d.c. 150/25 μ *khalili* (fig. **14**)
– 36 cr. de 20 μ, garde longue, p.d.c. 120 μ . . . . *bacillaris* (fig. **8**)

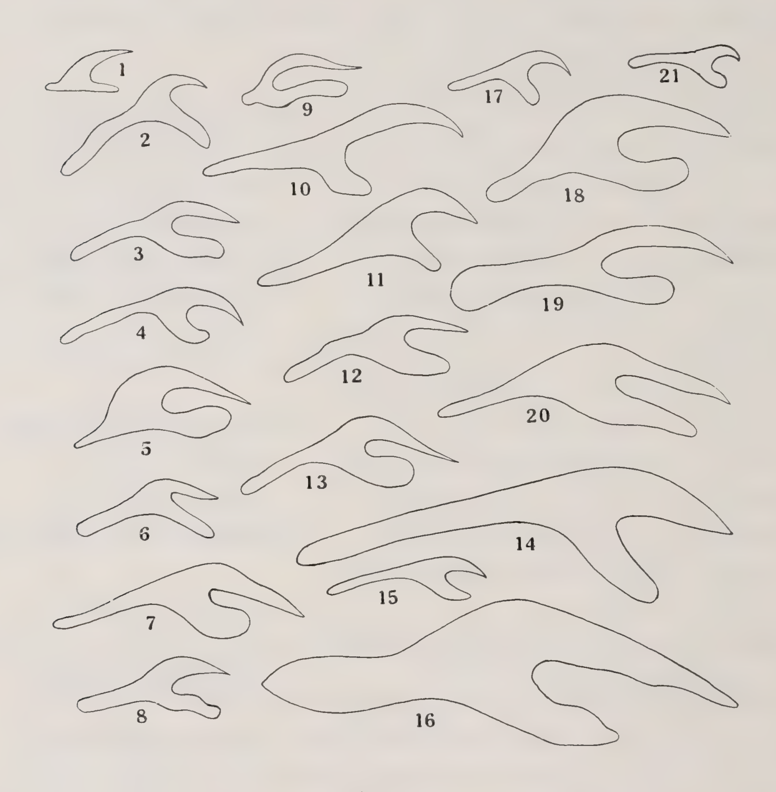


Fig. 1.
Tableau des crochets ramenés à la même échelle des espèces armées du genre *Hymenolepis* parasites des Insectivores.

1. *H. petrodromi* Baer; **2.** *H. neomidis* Baer; **3.** *H. uncinata* (Stieda); **4.** *H. tiara* (Duj.); **5.** *H. jacobsoni* Linst.; **6.** *H. macroscelidarum* Baer; **7.** *H. scalaris* (Duj.); **8.** *H. bacillaris* (Goeze); **9.** *H. polyacantha* Baer; **10.** *H. scutigera* (Duj.); **11.** *H. magnirostellata* Baer; **12.** *H. furcata* (Stieda); **13.** *H. chrysochloridis* Jan.; **14.** *H. khalili* Hilmy; **15.** *H. nagatyi* Hilmy; **16.** *H. singularis* Cholod.; **17.** *H. solitaria* (Megg.); **18.** *H. dodecacantha* Baer; **19.** *H. maclaudi* Joyeux et Baer; **20.** *H. spinulosa* Cholod.; **21.** *H. pistillum* (Duj.).

Les crochets de *Hymenolepis capensis* sont inconnus, pour cette raison ils ne figurent pas sur cette liste.

Diagnoses des espèces parasites d'Insectivores exotiques non signalées dans Joyeux et Baer 1936 *a*.

Hymenolepis capensis Janicki, 1906.
Hôte: *Chrysochloris capensis* Lac.
Localité: Le Cap.

Ce Cestode ne figure pas dans la clef de détermination ci-dessus, parce que le scolex n'est pas connu. Nous ne savons donc rien sur la forme des crochets. La longueur du plus grand fragment est de 30 mm. La largeur maxima atteint 1,2 mm. La poche du cirre, longue de 200 μ, est recourbée et présente une paroi bien musclée. Une vésicule séminale est présente. Les œufs sont d'un brun foncé. Leur longueur est de 69 μ. L'onchosphère mesure 27 μ.

Hymenolepis chrysochloridis Janicki, 1906.
Hôte: *Chrysochloris capensis* Lac.
Localité: Le Cap.

La longueur de ce Ver est inconnue. La largeur des segments mûrs est de 600 μ. Le scolex a un diamètre de 289 μ. Il est armé d'un rostre portant une simple couronne de 16 à 18 crochets, longs de 29 μ (fig. **13**). La poche du cirre est peu musclée et longue de 81 μ. Le vagin passe à la face ventrale de la poche du cirre. Les conduits sexuels sont en position dorsale par rapport aux vaisseaux excréteurs. On note deux testicules antiporaux et un poral. Les œufs mesurent 27 μ et les onchosphères 18 μ de diamètre.

Hymenolepis dodecacantha Baer, 1925.
Hôte: Musaraigne indéterminée.
Localité: Congo belge.

La longueur atteint 15 mm. et la largeur maxima 570 μ. Le scolex a un diamètre de 360 à 380 μ. Il est pourvu d'un rostre muni d'une simple couronne de 12 crochets longs de 32 à 34 μ (fig. **18**). Les ventouses ont 95 μ de diamètre. Deux testicules sont antiporaux et un poral. La poche du cirre mesure 130/20 μ. Dans son intérieur on observe une vésicule séminale. L'ovaire est nettement trilobé. En arrière du lobe médian se trouve la glande vitellogène. Les œufs mesurent 67/52 μ et les onchosphères 37/30 μ.

Hymenolepis jacobsoni v. Linst., 1907.

Hôte: *Crocidura coerulea* (Kerr).

Localité: Djombang (Java).

Un flacon de la collection Bovien renferme plusieurs exemplaires. Ce Cestode a une longueur de 18 mm. On reconnaît derrière le scolex une courte zone non segmentée. Les segments qui suivent sont les moins larges du strobile. Ils augmentent de largeur progressivement pour atteindre un maximum dans les segments mûrs. Ce maximum est de 1,05 mm. Le scolex a un diamètre de 192 μ. Les ventouses sont circulaires et mesurent 81 μ. La poche du rostre est longue de 132 μ; sa largeur est de 81 μ. Le rostre lui-même est globuleux et mesure 39 μ de diamètre. Le rostre est armé d'une couronne de 11 crochets, longs de 18 à 21 μ. Le manche de ces petits crochets est très court. La garde est dirigée en avant et l'angle qu'elle forme avec le manche est très obtus. La garde et le manche sont presque disposés en ligne droite. La lame se termine en une pointe fine. Elle se courbe sur la garde et la dépasse de 3 à 4 μ (fig. **5**).

La musculature est faiblement développée. Les faisceaux musculaires longitudinaux sont peu nombreux. Ils sont composés de 1 ou 2 fibres.

Les pores génitaux débouchent à la limite du premier et du deuxième tiers (v. Linstow, p. 85). La poche du cirre est longue de 150 μ et elle occupe un quart de la largeur de l'anneau. Son diamètre maximum est de 45 μ. Elle renferme une vésicule séminale. Les testicules sont disposés en triangle de façon que deux soient antiporaux et un soit poral.

Le vagin passe en arrière de la poche du cirre et se dilate en un grand réceptacle séminal. Celui-ci est situé dans la moitié porale du proglottis. La position de l'ovaire est ventrale. Cet organe occupe la partie antérieure du segment. La glande vitellogène est de forme ovale et se trouve en arrière, dans la courbure de l'ovaire. L'ovaire et la glande vitellogène sont subdivisés en lobes. Le premier est nettement tripartite. L'utérus remplit tout le segment. Il est sacciforme et s'étend au delà des vaisseaux excréteurs. Les nombreux œufs sont ovales et mesurent 35-45/30-33 μ. Ils renferment une onchosphère ronde de 24 μ de diamètre, dont les crochets sont longs de 18 μ.

Hymenolepis khalili Hilmy, 1936.

Hôte: *Crocidura* sp.

Localité: Bolatum (Libéria).

Ce Ver a une longueur de 27mm. La largeur du plus grand anneau mesure 635 μ. Le diamètre du scolex est de 486 μ. Les ventouses mesurent 114 μ de diamètre. Les crochets, que porte le rostre globuleux, sont énormes. On compte 34 d'une longueur de 55-63 μ (fig. **14**). La poche du cirre occupe un quart ou un cinquième de la largeur du segment. Les testicules sont disposés en ligne droite, un est poral et les autres sont antiporaux. Les mesures des œufs et des embryons sont respectivement: 38/33 et 28,5 μ. Les crochets de l'onchosphère ont une longueur de 24,7 μ.

Hymenolepis maclaudi Joyeux et Baer, 1928.

Hôte: *Crocidura staempflii* Jent.

Localité: Abomey (A.O.F.).

La longueur totale de ce Cestode est de 25mm. La largeur maxima est de 1mm. Le diamètre du scolex est de 350 μ. Il porte quatre ventouses circulaires de 100 μ et un rostre armé de 23 crochets d'une longueur de 36 μ (fig. **19**). La poche du cirre est piriforme et mesure 120/50 μ. Le pore génital se trouve dans le tiers antérieur du segment. Les œufs sont très grands (72/40 μ) et renferment une onchosphère de 30/22 μ.

Hymenolepis macroscelidarum Baer, 1924.

Hôte: *Macroscelides brachyrhynchus* A. Smith.

Localité: Buffelspruit (Transvaal).

Ce Ver est long de 34mm. La largeur maxima 1,7mm. Le scolex est large de 230 μ. Le rostre, bien développé, porte une couronne de 20 crochets longs de 19 μ (fig. **6**). Le diamètre des ventouses est de 80 μ. Deux testicules sont antiporaux et un poral. La poche du cirre a une longueur de 133 μ et renferme une grande vésicule séminale. L'utérus remplit tout le segment. Les œufs, 36 μ de diamètre contiennent des embryons de 22 μ.

Hymenolepis nagatyi Hilmy, 1936.

Hôte: *Crocidura* sp.

Localité: Bolatum (Libéria).

Du premier coup d'œil on est frappé par la structure du scolex. Dans son état normal ce scolex ressemble à celui de *H. polyacantha*



Fig. 2.
Hymenolepis nagatyi Hilmy, 1936.
Scolex.

Baer. Seulement chez les exemplaires de *H. nagatyi* il présente une sorte d'évagination. La partie dévaginée ressemble fortement à un chapeau de champignon (fig. 2). A l'intérieur de ce chapeau, on observe une quantité de fibres musculaires s'étendant en éventail vers la périphérie.

La longueur de ce Ver est de 6 à 11 mm. La largeur varie entre 1,09 et 1,28 mm. Le scolex dévaginé a un diamètre maximum de 890 μ. On compte 85 à 90 crochets longs de 21 μ (fig. **15**). Les ventouses ont 130 à 140 μ de diamètre. La poche du cirre mesure 84/25 μ. Deux vésicules séminales sont présentes, une interne, l'autre externe. Deux testicules sont antiporaux, un est poral. Ils sont disposés en ligne droite. L'utérus remplit tout le segment et

renferme des œufs ronds de 40 à 42 μ de diamètre. Les embryons mesurent 25 à 27 μ et leurs crochets 14 à 15 μ.

Hymenolepis petrodromi Baer, 1933.
Hôte: *Petrodromus tetradactylus* (Peters).
Localité: Rhodésie méridionale.

Le plus long fragment atteint une longueur de 20 mm. La largeur est de 950 μ. La seule ventouse conservée mesure 150/110 μ. Le rostre est long de 96 μ et son diamètre est de 20 μ. Les crochets sont peu nombreux (10) et de petite taille (11 à 13 μ) (fig. **1**). Les testicules sont disposés en ligne droite. La poche du cirre mesure 150/30 μ et contient une vésicule séminale. Une vésicule séminale externe est aussi présente. L'ovaire et la glande vitellogène sont lobés. Le vagin débouche du côté ventral de la poche du cirre. Les exemplaires trouvés sont immatures.

Hymenolepis solitaria (Meggitt, 1927).
Hôte: *Crocidura murina* L.
Localité: Rangoon.

Les 16 crochets de cette espèce ont une longueur de 16 à 18 μ (fig. **16**). D'après l'auteur, l'anatomie correspond à celle de *H. jacobsoni* v. Linst. Il faudrait retrouver ce Cestode, afin qu'on puisse décrire son anatomie.

* * *

Les Hymenolepis des Chiroptères.

Actuellement on ne connaît que 6 espèces d'*Hymenolepis* parasites des Chiroptères. Ce sont, par ordre alphabétique:

H. acuta (Rud.)	*Myotis nattereri* Kuhl.	Europe
	Pipistrellus pipistrellus Schreb.	
	Eptesicus serotinus Schreb.	
	Vespertilio murinus L.	
	Nyctalus noctula Schreb.	
	Plecotus auritus L.	
	Miniopterus schrebersii Kuhl.	

H. balsaci Joyeux et Baer, 1934	*Myotis bechsteinii* Kuhl.	Europe
	Eptesicus serotinus Schreb.	
H. decipiens (Dies.)	*Eumops perotis* (Wied)	Brésil
H. grisea Van Beneden, 1873	*Eptesicus serotinus* Schreb.	Europe
	Vespertilio murinus L.	
	Rhinolophus ferrum-equinum Schreb.	
H. kerivoulae n. sp.	*Kerivoula picta* Pall.	Java
H. sandgroundi Baer, 1933	*Pipistrellus nanus* Peters	Rhodésie

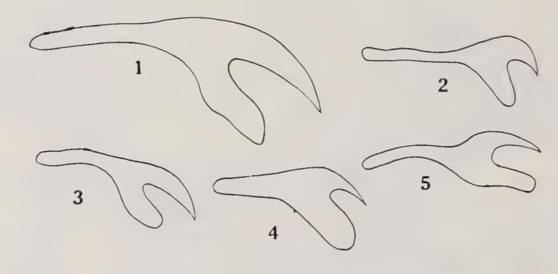


Fig. 3.
Tableau des crochets ramenés à la même échelle des espèces armées du genre *Hymenolepis* parasites des Chiroptères.
1. *H. acuta* (Rud.); **2.** *H. sandgroundi* Baer; **3.** *H. kerivoulae* n. sp.; **4.** *H. balsaci* Joyeux et Baer; **5.** *H. decipiens* (Dies.).

Clef de détermination pour les espèces d'*Hymenolepis* signalées chez les Chiroptères, d'après celle de Joyeux et Baer 1936*a*:

1	Rostre inerme, p.d.c. 150-160/40 μ . .	*grisea*
–	Rostre armé	2
2	16 à 18 crochets de 24 μ, poche du cirre 80-100/20 μ	*sandgroundi* (fig. **2**) [1]
–	20 à 22 crochets de 22 à 23 μ ,p.d.c. 100-120/40-48 μ	*kerivoulae* (fig. **3**)
–	30 crochets de 20 à 22 μ, p.d.c. 110-140/40-50 μ	*balsaci* (fig. **4**)
–	38 à 42 crochets de 39 à 40 μ, p.d.c. 56-65/22-24 μ	*acuta* (fig. **1**)
–	44 à 46 crochets de 23 μ, p.d.c. 1/3 du segment	*decipiens* (fig. **5**)

[1] Voir note infrapaginale à la page 463.

Diagnose des espèces exotiques et description de
H. kerivoulae n. sp.

Hymenolepis sandgroundi Baer, 1933.
Hôte: *Pipistrellus nanus* Peters.
Localité: Chikore (Rhodésie méridionale).

Ce Ver a une longueur de 15 mm. La largeur maximum est de 720 μ. Le scolex a un diamètre de 200 μ. Il est pourvu de quatre ventouses circulaires de 120 μ de diamètre. Il est armé d'un rostfe qui porte une simple couronne de 16 à 18 crochets longs de 24 μ (fig. 2). La poche du cirre mesure 80-100/20 μ. Deux vésicules séminales sont présentes, une est externe, l'autre interne. Il y a trois testicules disposés en triangle. Les œufs ont 49 μ de diamètre et les embryons 38 μ.

Hymenolepis decipiens (Dies.) v. Linst., 1904.
Hôte: *Eumops perotis* (Wied).
Localité: Brésil.

Ce Cestode atteint une longueur de 50 mm., la largeur maxima est 700 μ. Le scolex a 370 μ de diamètre. Les ventouses 88 μ. Le rostre porte une seule couronne de 44 à 46 crochets longs de 23 μ (fig. 5). La poche du cirre occupe un tiers du segment. Les trois testicules sont disposés en ligne droite. Les œufs ont un diamètre de 39 μ. Les mesures de l'onchosphère sont de 29/34 μ. Chaque embryon est muni de six crochets longs de 16 μ.

Hymenolepis kerivoulae n. sp.
Hôte: *Kerivoula picta* Pall.
Localité: Djombang (Java).

La longueur de mes exemplaires varie entre 20 et 25 mm. La largeur maxima est de 320 μ. Les segments sont tous plus larges que longs, sauf, dans certains cas, les proglottis qui suivent immédiatement le cou. En effet, il y a une zone non segmentée derrière le scolex. Cet organe de fixation porte quatre ventouses de 65 à 70 μ de diamètre. Il est muni d'un rostre, long de 78 μ. Le plus grand diamètre du scolex, à la hauteur des ventouses, est de 128 μ et celui du rostre, à la hauteur de la couronne des crochets, 51 μ. Le rostre se trouve dans une poche, longue de 174 μ. Elle dépasse

passablement le bord postérieur des ventouses. Les 20 à 22 crochets forment une simple couronne. Les crochets mesurent en longueur 22 à 23 μ. Leur base mesure 18 μ (fig. 3).

La musculature est faiblement développée. Les muscles longitudinaux sont représentés par une couche de minces faisceaux de 1 à 3 fibres. Les muscles dorso-ventraux et les muscles transversaux font, pour ainsi dire, défaut. Leurs fibres sont peu nombreuses.

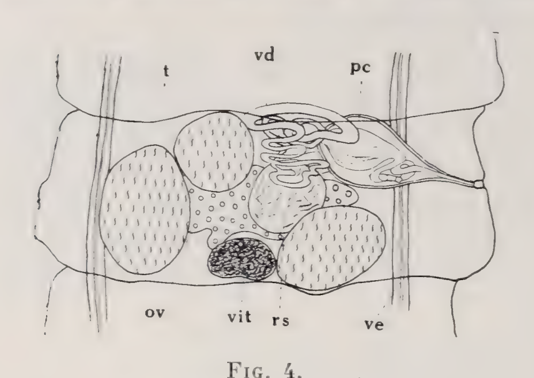


Fig. 4.
Hymenolepis kerivoulae n. sp.

Segment sexué. *ov* = ovaire, *pc* = poche du cirre. *rs* = réceptacle séminal. *t* = testicules. *vd* = vas deferens. *ve* = vaisseaux excréteurs. *vit* = glande vitellogène.

Le système excréteur est caractérisé par la présence de quatre canaux longitudinaux. La lumière des vaisseaux ventraux est beaucoup plus grande que celle des vaisseaux dorsaux. Le canal dorsal et le canal ventral sont toujours très rapprochés.

En ce qui concerne l'appareil génital mâle, nous observons les trois testicules caractéristiques du genre. Ils sont généralement disposés en triangle, un testicule antérieur et deux postérieurs (fig. 4). Le plus éloigné du pore génital est souvent le plus grand. Cependant il faut noter que la disposition en triangle peut être remplacée par la disposition en ligne droite. Quoique rarement, cela arrive dans les segments qui n'ont pas encore atteint le plein développement de leurs organes génitaux. Le diamètre des testicules varie de 65 à 70 μ. La position des testicules est très variable d'un segment à l'autre. Une fois de plus on peut démontrer l'instabilité de ce caractère. L'ouverture sexuelle est située au milieu du bord de l'anneau. Tous les pores sont unilatéraux. Un petit atrium génital conduit directement à la poche du cirre. Celle-ci occupe un tiers de la largeur du segment et mesure 100-120 μ de long et 40-48 μ de diamètre. Elle dépasse les vaisseaux excréteurs de beaucoup. Une vésicule séminale remplit le lumen de la poche du cirre. Le canal déférent est souvent fortement dilaté. Sa position

est médiane, rapprochée du bord antérieur du segment; il est enroulé sur lui-même. Avec le réceptacle séminal il forme un amas compact de sperme qui remplit une grande partie du proglottis et masque souvent d'autres organes.

L'ovaire a un aspect compact. Cependant on reconnaît une subdivision en lobes peu profonds. Il remplit la plus grande partie du côté ventral du proglottis. La glande vitellogène est située au bord postérieur, en position ventrale très marquée. Elle a une forme ovale. Le réceptacle séminal rond, parfois extrêmement volumineux, occupe le centre du proglottis. Le vagin passe ventralement à la poche du cirre. Son lumen est grand et ses parois sont minces. Il est donc difficile de le voir sur les préparations totales. Les deux, le vagin et la poche du cirre, passent dorsalement par rapport aux vaisseaux excréteurs. L'utérus est sacciforme. Il occupe la partie postérieure du segment. Dans les anneaux gravides il remplit tout le segment. Les œufs mesurent 30/24 μ et les embryons 24/18 μ. Les crochets des onchosphères ont une longueur de 18 à 20 μ.

Cette espèce diffère de *H. decipiens* v. Linst. par le nombre et la forme des crochets; la disposition des testicules est différente; les œufs et les embryons sont plus grands chez *H. decipiens*. *H. kerivoulae* se distingue de *H. acuta* par le nombre et la forme des crochets.

* * *

Cestodes de *Macropteryx longipennis* Raffl.

Aucun Cestode n'a encore été décrit chez ce Cypséliforme. Dans la collection de Bovien il y avait deux flacons de Cestodes provenant de cet Oiseau. L'un contenait l'unique exemplaire de la nouvelle espèce d'*Anomotaenia* et l'autre deux nouvelles espèces du genre *Paruterina*. Ces espèces sont des formes parallèles de celles se trouvant chez les Cypséliformes d'Europe. Ce parallélisme est surtout bien marqué chez la nouvelle espèce d'*Anomotaenia* qui ressemble singulièrement à l'*Anomotaenia depressa* (Fröhl.).

Anomotaenia macropterygis n. sp.

Hôte: *Macropteryx longipennis* Raffl.

Localité: Djombang (Java).

L'unique exemplaire de cette nouvelle espèce ne possède point de segments mûrs. Une courte zone non segmentée suit le scolex.

Les premiers segments sont plus larges que longs. Au fur et à mesure que l'on s'approche des segments sexués les dimensions sont renversées. Le segment sexué le plus volumineux a une longueur de 800 μ et une largeur de 500 μ. C'est toujours l'extrémité postérieure qui est la plus large. Le bord postérieur des anneaux est caractérisé par le fait qu'il est recouvert d'épines. Ces formations cuticulaires sont disposées en double ou triple couronne tout autour du bord postérieur de chaque anneau. Dans les segments jeunes, ces épines se touchent l'une l'autre, tandis que dans les proglottis mieux développés elles sont beaucoup plus espacées. Leur longueur est de 19 μ et leur forme ressemble à celle d'une virgule. La pointe est dirigée en arrière (fig. 5-6).



FIG. 5.
Anomotaenia macropterygis n. sp.
Scolex avec quelques segments.
Crochets, 1 mm. = 0 μ. 75

Le scolex a 210 μ de large. Il est muni de quatre ventouses de 90/60 μ et d'un rostre en forme de cône allongé. La base de ce cône a un diamètre de 69 μ. Le rostre est long de 114 μ. Il est armé d'une double couronne de 28 crochets. On voit à peine que la couronne est double. Les crochets, tous semblables, ont une longueur de 15 μ et une base de 13 μ. Le manche et la garde sont épais. La lame est courte et recourbée.

La musculature est faiblement développée. Quelques rares faisceaux sont irrégulièrement disposés autour du parenchyme médullaire. Ils sont généralement composés de deux ou trois fibres musculaires.

On compte quatre vaisseaux excréteurs. Deux ont une grande lumière, les vaisseaux ventraux, et l'autre paire, les vaisseaux

dorsaux, est représentée par deux canaux étroits. Une commissure médiane joint les deux troncs longitudinaux ventraux dans chaque segment.

Les testicules sont répartis, du côté dorsal, dans la partie postérieure du proglottis. Ils occupent tout le champ en arrière du pore sexuel. Leur nombre est de 29 à 32 et leurs dimensions sont de 75/45 μ. Leur forme est ovale. La poche du cirre, située dans le tiers antérieur de l'anneau, est très volumineuse et pourvue d'un muscle rétracteur puissant qui s'insère dans sa partie proximale soit au bord gauche, soit au bord droit. Les ouvertures sexuelles sont irrégulièrement alternantes et se trouvent à la limite postérieure du tiers antérieur. Le canal déférent forme une masse compacte de lacets en avant de la poche du cirre. Ces lacets se continuent à l'intérieur de la poche. Ils se dilatent souvent en une vésicule séminale interne. Le cirre est armé de nombreuses petites épines. En outre, il est renforcé, par une baguette chitineuse. Le cirre a une longueur de 120 μ. La poche du cirre mesure 260-300 μ de long et 110 μ de diamètre. La position de cette poche est caractéristique. Elle est placée obliquement entre les deux canaux longitudinaux. Son extrémité proximale, passe ventralement par rapport aux vaisseaux excréteurs. Elle débouche avec le vagin dans un grand atrium génital très musclé, en position dorsale par rapport aux canaux excréteurs.

L'appareil génital femelle comprend les organes habituels.

L'ovaire a une forme particulière. C'est un organe à deux ailes qui sont reliées par une espèce de pont. Chaque aile est composée de tubes cylindriques donnant à l'ensemble un aspect digitiforme. Il est situé dans le troisième quart du segment. La glande vitellogène se trouve en arrière de l'ovaire, entre les deux branches postérieures. Au centre de l'ovaire, c'est-à-dire entre les deux ailes, on voit facilement la glande coquillère et quelques lacets de l'oviducte. Au centre du proglottis, entre l'ovaire et la poche du cirre, est situé le grand réceptacle séminal. Il est allongé et son plus grand diamètre se trouve dans sa partie antérieure. Le vagin est court; sa partie terminale est caractérisée par un appareil particulier. Cet appareil est une poche musclée, piriforme, renfermant une pièce chitineuse. Cette pièce a la forme d'un tube qui, à une extrémité, présente un élargissement considérable en forme d'une petite boule. Il me semble que ce tube soit composé de trois pièces

mobiles. Elles s'écartent et se ferment grâce aux muscles qui les entourent. A l'état ouvert, le cirre peut facilement pénétrer. Pour retenir le cirre et pour assurer la fécondation, ces pièces chitineuses se ferment. Nous avons donc affaire à un appareil fort compliqué.

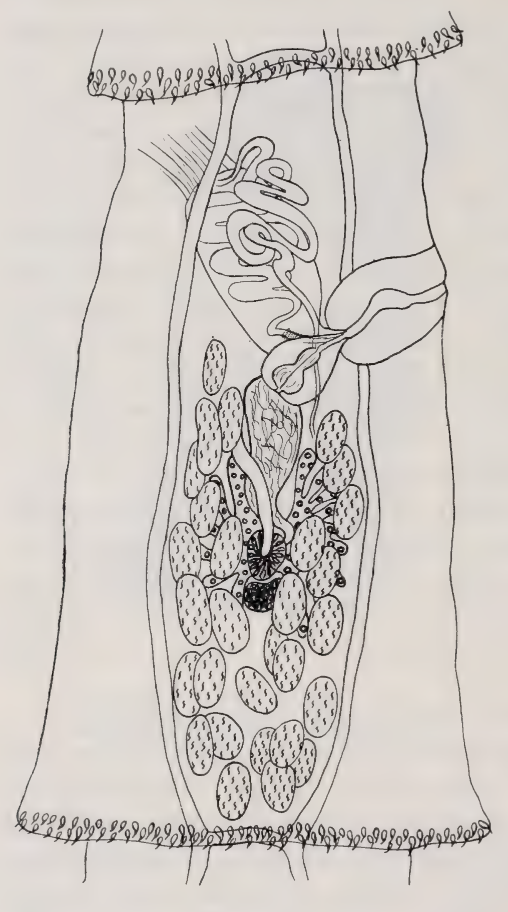


Fig. 6.
Anomotaenia macropterygis n. sp.
Anatomie.

Je ne peux donner une indication sur la forme des œufs et de l'utérus, parce que les segments mûrs font défaut.

Paruterina javanica n. sp.

Hôte: *Macropteryx longipennis* Raffl.

Localité: Djombang (Java).

La longueur de ce Cestode est de 26mm,5 La largeur d'un segment sexué est de 240 μ et celle d'un segment mûr 500 μ. Le Ver, peu aplati, est presque rond. Les anneaux sexués sont plus longs que larges. Dans les anneaux mûrs c'est l'inverse. Le scolex a une largeur de 228 μ. Il porte quatre ventouses circulaires de 102 μ de diamètre. Le rostre, 135 μ de diamètre, est très puissant et porte une double couronne de 44-48 crochets. Ces crochets ont une forme particulière. Leur manche porte une petite boule à son extrémité. La lame est pointue, courte, passablement élargie à sa base. La garde est épaisse et d'une forme arrondie. Cette partie

du crochet a l'air d'être collée sur la lame; en tout cas, elle est très caduque et manque souvent, donnant ainsi au crochet une forme beaucoup plus élancée. La longueur des crochets varie entre 25 et 28 μ, la base entre 15 et 17 μ.

Dans les proglottis non sexués nous avons deux couches de musculature longitudinale. Une interne, dont les faisceaux sont 3 à 4 fois plus gros que ceux de la couche externe. Tandis que le nombre des fibres de la couche externe reste constant jusque dans les anneaux mûrs, les faisceaux internes disparaissent ou deviennent beaucoup plus minces.

Nous comptons deux vaisseaux ventraux, à grande lumière, et deux vaisseaux dorsaux qui sont plus petits. En outre, il y a dans chaque segment une commissure médiane.

Nombreux sont les proglottis avec des organes génitaux en voie de formation. Ceux, à organes sexuels développés, sont peu nombreux. Egalement nombreux sont les proglottis dans lesquels se développent l'utérus et l'organe parutérin.

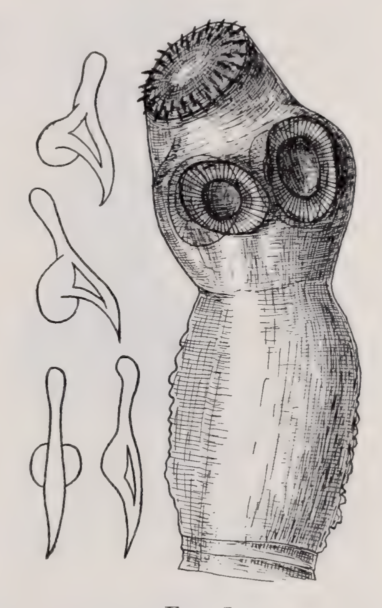


FIG. 7.
Paruterina javanica n. sp.
Scolex et crochets.
Pour les crochets 1 mm. = 1 μ.

Les testicules, au nombre de 8 à 10, se trouvent, du côté dorsal, dans la partie postérieure de l'anneau. Ils ont une forme ovale et mesurent 48/60 μ. Le *vas deferens* s'enroule en lacets qui forment une masse compacte en arrière de la poche du cirre. Cette poche dépasse le vaisseau excréteur dorsal. Elle a une longueur de 110 à 120 μ et occupe un tiers de la largeur du segment. Son diamètre maximum est de 40 à 50 μ. Les conduits sexuels passent du côté ventral des vaisseaux excréteurs. Ils débouchent dans un petit atrium génital. Les pores sexuels sont irrégulièrement alternants et viennent aboutir latéralement au milieu du proglottis.

L'ovaire est bilobé. Sa forme est globuleuse. Cet organe est situé

au milieu du proglottis en avant des testicules. La glande vitellogène est sphérique. Elle a la grandeur d'un testicule. Le vagin passe en arrière de la poche du cirre. C'est un mince canal, qui aboutit dans l'utérus au centre du proglottis. L'utérus est sacciforme. Il se trouve dans la partie postérieure du segment. Dans les anneaux jeunes il a une forme ovale, allongée dans le sens de l'axe longitudinal du proglottis. Dans les anneaux plus mûrs, il s'arrondit. L'organe parutérin est situé en avant de l'utérus. C'est une masse fibreuse se colorant vivement à l'hémalun. Cet organe a d'abord une forme triangulaire, puis, dans les segments à utérus rond, ce triangle s'efface plus ou moins. J'ai compté 15 à 25 œufs par utérus mûr. Ces œufs mesurent 30/40 μ. Ils renferment un embryon de 27 à 30 μ de diamètre. Les crochets de l'onchosphère ont une longueur de 15 μ.

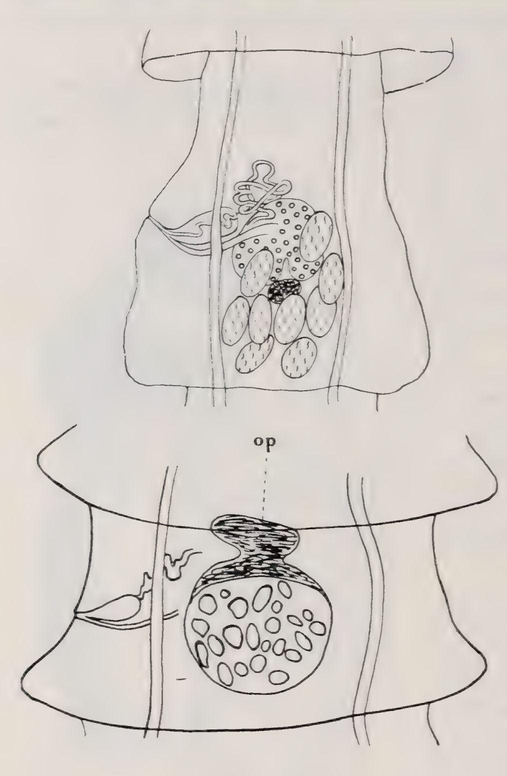


Fig. 8.
Paruterina javanica n. sp.
Segment sexué et segment mûr.
op = organe parutérin.

L'espèce voisine de cette nouvelle espèce est *Paruterina vesiculigera* (Krabbe 1882). Bien que leurs anatomies correspondent, il existe une différence dans la forme des crochets. Chez l'espèce de Krabbe il y a une couronne de grands crochets et une couronne de petits crochets. Chez notre nouvelle espèce, les crochets des deux couronnes sont les mêmes.

Enfin, j'insiste sur le fait très particulier qu'il existe un parallélisme prononcé entre les Cestodes de *Macropteryx* et les Cestodes

des Cypséliformes d'Europe. Déjà *Anomotaenia depressa* (Fröhl.) et *Anomotaenia macropterygis* n. sp. sont des formes très voisines.

Paruterina bovieni n. sp.

Hôte: *Macropteryx longipennis* Raffl.

Localité: Djombang (Java).

C'est la deuxième espèce nouvelle du genre *Paruterina* que j'ai trouvée mélangée avec la première dans le même flacon. Quoiqu'elles appartiennent au même genre, ces deux espèces sont fort différentes. Il y a une différence dans la forme des crochets, dans la structure du scolex et de l'organe parutérin. Il semble qu'il y ait dans le genre *Paruterina* deux groupes qui se distinguent par la forme et la structure de l'organe parutérin. Pour trancher la question, une révision de toutes les espèces de ce genre s'impose. Pour le moment, je me contente de donner une description de ce Cestode sous le nom de *Paruterina bovieni* n. sp.

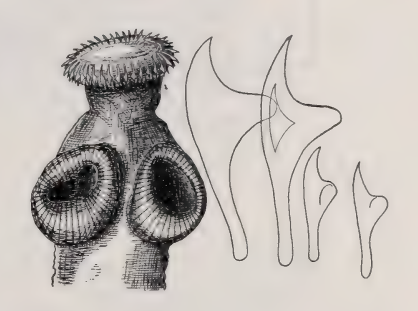


FIG. 9.
Paruterina bovieni n. sp.
Scolex et crochets du rostre.

La longueur du Ver est de 78 mm. La largeur maxima des segments atteint 918 μ. Le Ver est à peine aplati. Les coupes transversales sont circulaires. Le scolex a un diamètre de 408 μ. Il est muni d'un rostre puissant. La partie terminale du rostre a une largeur de 252 μ et porte une double couronne de 70 crochets. Cette partie est caractérisée par une masse musculaire qui ressemble aux muscles radiaires d'une ventouse. Il y a deux sortes de crochets. Les grands, 60 μ de long et 39 μ de base, et les petits, 30 μ de long et 21 μ de base. La garde des deux sortes de crochets est courte et massive. La lame est aussi courte et presque droite. Le manche est légèrement courbé chez les grands crochets. Les quatre puissantes ventouses mesurant 180/228 μ complètent l'aspect massif du scolex de ce Cestode.

La musculature est fortement développée. On trouve des faisceaux de plusieurs fibres jusque dans les segments gravides. Dans tous les

proglottis on distingue deux couches de muscles longitudinaux, une externe à faisceaux minces, l'autre interne à gros faisceaux. Encore dans les segments mûrs, les muscles transversaux sont bien développés. Ils forment une enveloppe autour de l'utérus.

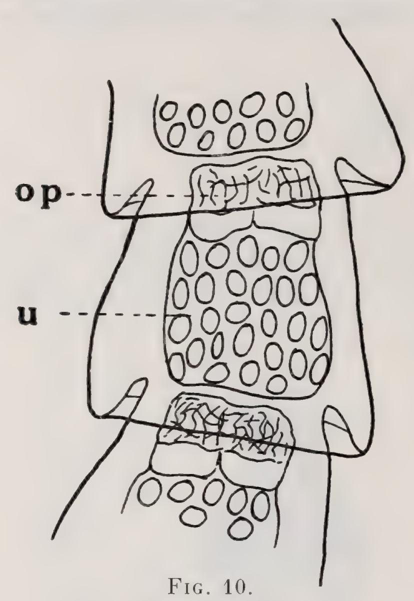


Fig. 10.
Paruterina bovieni n. sp.
Segments gravides.
op = organe parutérin, *u* = utérus.

On reconnaît aisément les quatre vaisseaux excréteurs. Deux vaisseaux sont ventraux, de grosse taille, et deux sont dorsaux, à petite lumière. Le vaisseau dorsal peut changer de position. Au lieu de rester en position strictement dorsale, il se place à côté du vaisseau ventral, vers l'intérieur.

On compte 9 à 12 testicules ovalaires, situés dorsalement

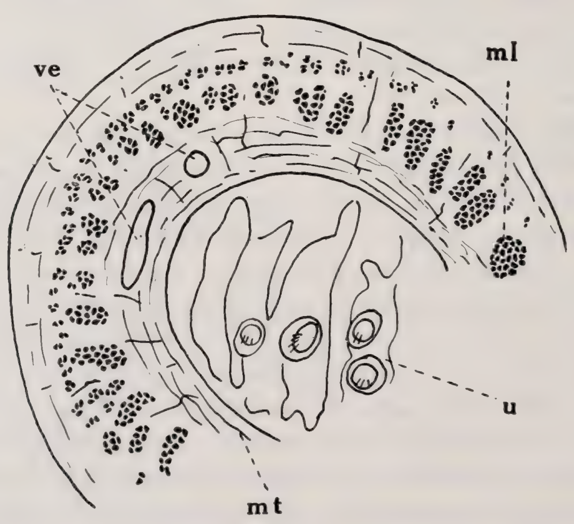


Fig. 11.
Paruterina bovieni n. sp.
Coupe transversale à travers un segment mûr. *ml* = muscles longitudinaux, *mt* = muscles transversaux, *u* = utérus, *ve* = vaisseaux excréteurs.

dans la partie postérieure du proglottis. Ils ont un diamètre de 66 μ. Le *vas deferens* est un conduit enroulé sur lui-même en lacets. Ces lacets continuent même à l'intérieur de la poche du cirre. Celle-ci ne dépasse pas le vaisseau ventral. Elle occupe 1/6 de la largeur du segment et mesure 150-170 μ de long et 40 μ de

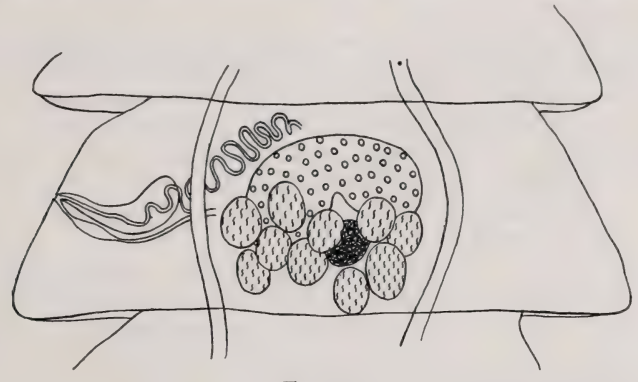


Fig. 12.
Paruterina bovieni n. sp.
Segment sexué.

diamètre. Elle est piriforme et fortement recourbée. Les pores sexuels sont irrégulièrement alternants et les conduits sexuels passent ventralement aux vaisseaux excréteurs.

Le vagin est un mince canal situé en arrière de la poche du cirre. Sa partie terminale montre souvent des dilatations. L'ovaire se trouve placé très en avant dans le segment. Il a un aspect globuleux, mais il possède une profonde échancrure en arrière qui le subdivise en deux lobes à peu près égaux. Les ovules sont grands. La glande vitellogène présente aussi quelques lobes qui ne sont pas très profonds. Cette glande a une structure finement granulée. Elle est située en arrière de l'ovaire. L'utérus est sacciforme. Il remplit la partie postérieure du proglottis. En avant nous reconnaissons l'organe parutérin. Il n'a pas l'aspect habituel. Il est diffus, à peine coloré, et les fibres parenchymateuses sont moins denses que, par exemple, chez *Paruterina javanica*. En outre, il y a entre l'utérus et l'organe parutérin deux évaginations de l'utérus qui sont vides. C'est là-dedans que pénètrent les œufs et c'est là qu'ils sont englobés par l'organe parutérin. Les œufs mesurent 55/42 μ et les onchosphères 39/24 μ. Les crochets de l'onchosphère ont une longueur de 18 μ.

BIBLIOGRAPHIE.

1925. Baer, J. G. *Sur quelques Cestodes du Congo belge.* Rev. Suisse Zool., vol. 32, p. 239-251, fig. 1-10.

1925. —— *Contributions to the Helminth-Fauna of South-Africa.* Pretoria, 79 p., 43 fig.

1932. —— *Contribution à la Faune helminthologique de Suisse*, II. Rev. Suisse Zool., t. 39, p. 1-56, fig. 1-32, pl. I.

1933. —— *Contribution à l'étude de la Faune helminthologique africaine.* Rev. Suisse Zool., t. 40, p. 31-84, fig. 1-23, pl. I-II.

1908. Fuhrmann, O. *Nouveaux Ténias d'oiseaux.* Rev. Suisse Zool., t. 16, fasc. 1, p. 27-73, fig. 1-60.

1932. —— *Les Ténias des Oiseaux.* Mém. de l'Université de Neuchâtel, t. VIII, 381 p., 147 fig.

1906. Janicki, C. v. *Studien an Säugetiercestoden.* Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. LXXXI, 2 et 3, p. 1-98, tab. XX-XXV.

1934. Johri, L. N. *Report on a collection of Cestodes from Lucknow (U. P. India).* Records of the Indian Museum, vol. XXXVI, part. II, p. 153-177, fig. 1-13.

1928. Joyeux, Ch., Gendre, E. et Baer, J. G. *Recherches sur les Helminthes de l'Afrique occidentale française.* Coll. de la Société de Pathologie exotique, Monogr. II, 120 p., 52 fig.

1936. Joyeux, Ch. et Baer, J. G. *Quelques Helminthes nouveaux et peu connus de la Musaraigne Crocidura russula Herm.* Rev. Suisse Zool., t. 43, p. 25-50, fig. 1-16.

1936 *a*. —— *Cestodes.* Faune de France, vol. 30, 613 p., 569 fig.

1936. Hilmy, J. S. *Parasites from Liberia and French Guinea.* Part. III: *Cestodes from Liberia.* The Egyptian University, Faculty of medicine, publication N° 9, 72 p., 10 pl.

1869. Krabbe, H. *Bidrag til Kundskab om Fuglenes Baendelorme.* Dansk. Vidensk. Selsk. Skr. 5 naturvid. math. Afd., vol. VI 8, p. 351-368, pl. I-X.

1882. —— *Nye Bidrag til Kundskab om Fuglenes Baendelorme.* Dansk. Vidensk. Selsk. Skr. 6 naturvid. math. Afd., vol. I, 7, p. 349-366, pl. I et II.

1904. Linstow, O. v. *Beobachtungen an Nematoden und Cestoden.* Archiv f. Naturgeschichte, Bd. I, Heft 3, p. 297-309, taf. XIII.

1907. —— *Helminthen von Herrn Eduard Jacobson in Java (Samarang) gesammelt.* Notes from the Leyden Museum, vol. XXIX, p. 81-87.

1927. Meggitt, F. J. *On Cestodes collected in Burma.* Parasitology, vol. XIX, n° 2, p. 141-153, fig. 1-5, pl. VIII.

1927. —— *Report on a collection of Cestoda mainly from Egypt.* Parasitology, vol. XIX, n° 4, p. 420-450, fig. 1-4, pl. XXVIII-XXX.

Tome 44, nº 33. — Octobre 1937.

RÉSULTATS DE LA MISSION SCIENTIFIQUE SUISSE EN ANGOLA, 1932-33

Coléoptères (Clavicornes, Malacodermes, Hétéromères *ex parte* et Endomychides) d'Angola

par

M. PIC

Je ne citerai, dans cet article, en dehors des *Endomychides* tous énumérés, que les Insectes offrant un certain intérêt, les vulgarités ou formes litigieuses étant laissées de côté. Bien entendu, les nouveautés sont décrites dans ce mémoire; je suis heureux d'en dédier plusieurs à leur récolteur, le Dr MONARD.

I. CLAVICORNES (Dermestides).

Attagenus rufimembris var. *hargreavesi* Pic.
Kalukembe, en décembre.

Forme décrite de l'Uganda.

Attagenus rhodesianus Pic.
Kalukembe, en décembre.

Deux exemplaires pas sensiblement différents du type originaire de la Rhodesia.

II. MALACODERMES.

Diaphanes fossicollis E. Ol. var.
Mukoti, en mai.

Un exemplaire ayant le thorax marqué de foncé près de la base.

Acanthocnemus nigricans Hope.

Bunda, en septembre.

Espèce cosmopolite.

Ichthyurus dentatipes n. sp. ♂ [Malthinide].

Elongatus, nitidus, parum pubescens, nigro aut brunneo fuliginosus, capite antice, antennis ad basin, pedibus pro parte et abdomine diverse luteis, elytris luteo-aurantiacis, ad basin piceo notatis. Capite medio excavato, antennis gracilibus; thorace subquadrato, antice subarcuato, minute punctato, supra postice impresso; elytris sat brevibus, dehiscentibus, minute sat dense punctatis; abdomine elongato, pro parte nigro, pro parte luteo, pygidio nigro, sat angustato, elongato, apice longe et triangulariter inciso; pedibus pro majore parte nigris, anticis et posticis gracilibus, femoribus intermediis dilatatis, infra longe dentatis, pro parte testaceis, tibiis parum crassis. Long. 8,9 mm.

Ebanga, en octobre, novembre (type et paratypes in collection Pic et Monard), aussi à Elende, en novembre.

Voisin de *I. congoanus* Pic, s'en distingue par les élytres presque entièrement clairs et la particulière structure des pattes intermédiaires.

La var. nov. *pimenteli* mihi (de Nova Lisboa, ex J. Pimentel) [1] ♀, à pattes simples, présente une coloration générale noire (devant de la tête et pourtour de l'abdomen exceptés) avec les élytres largement noirs à la base, orangés sur leur moitié postérieure.

Apalochrus longicornis Champ. [Malachide].

Elende, en novembre.

Espèce décrite du Congo.

Apalochrus tandalanus var. nov. *elongatipennis*, ♀.

Angustatus, postice paulo latior, breve griseo pubescens et semihirsutus, nitidus, viride-metallicus, abdomine pro parte rubro, antennis piceo-brunneis, depressis, sat brevibus. Capite dense ruguloso punctato, fere opaco; thorace parum elongato, lateraliter sinuato, postice valde attenuato et marginato, fortiter, medio sparse, lateraliter densiore, punctato; elytris thorace paulo latiori-

---

[1] Type in coll. Pic, paratype in Musée de Coimbra.

bus, elongatis, postice paulo dilatatis, apice attenuatis, ad basin depressis, minute et dense punctatis; pedibus simplicibus, nigroviridibus. Long. 4 mm.

Ndongo, en mai (un exemplaire in coll. PIC).

Se distingue, à première vue, du type de *A. tandalanus* Pic par la ponctuation plus écartée du thorax. L'absence du sexe ♂ empêche de donner plus de précisions sur cette forme.

III. HÉTÉROMÈRES.

Notoxus monardi n. sp. [Anthicide].

Oblongo-elongatus, nitidus, sparse griseo pubescens et hirsutus, niger, elytris in singulo antice et postice in disco reducte luteo notatis, membris rufescentibus. Capite medio depresso, parum punctato; antennis gracilibus et elongatis; thorace robusto, globuloso, minute et sparse punctato, ad basin sulcato pubescente; cornu parum elongato, antice paulo attenuato, sat lato, supra fortiter granuloso; elytris thorace parum latioribus, paulo elongatis, postice valde attenuatis, apice subtruncatis, antice depressis, apice ad suturam impressis, sat fortiter non dense punctatis. Long. 3 mm. environ.

Ebanga, en novembre (type in coll. PIC, paratype in coll. MONARD.)

Ressemble à *N. boviei* Pic, en diffère par la plus forte sculpture de la corne thoracique, les élytres plus fortement ponctués, à première macule claire placée en dessous des épaules et fascie postérieure raccourcie presque droite.

Formicomus rubricollis Laf.

Ganda, octobre; Ebanga, novembre, et Kalukembé en décembre.

Stenalia pectoralis Pic [Mordellide].

Ganda, en octobre. Un exemplaire.

Espèce décrite du Congo.

Mordellistena monardi n. sp. [Mordellide].

Elongata, postice attenuata, minute griseo aut fulvo pubescens, nitida, nigra, membris nigris. Capite thorace fere latiore; antennis parum gracilibus; thorace parum breve, sat lato, antice paulo

attenuato, paulo punctato, angulis posticis fere rectis; elytris thorace non latioribus, elongatis, postice attenuatis, apice subrotundatis; pygidio elongato et angustato; tibiis posticis breve quadristrigosis. Long. 3,5-3 mm.

Elende, en novembre (type in coll. PIC, paratype in coll. MONARD).

Par sa coloration générale foncée à placer près de *M. diffinis* Mäkl, mais avec 4 stries (ou hachures) aux tibias postérieurs, au lieu de 2 seulement.

Mordellistena angolensis n. sp.

Angustata, parum breve, griseo aut fulvo pubescens, nitida, nigra, membres nigris. Capite thorace latiore, antennis gracilibus et elongatis; thorace breve, parum lato, angulis posticis fere rectis; elytris thorace non latioribus, longissimis, apice subrotundatis; pygidio elongato et angustato; tibiis posticis antice longe et oblique unistrigosis, postice reducte bistrigosis. Long. 4 mm.

Un seul exemplaire recueilli à Sangévé (coll. PIC).

Se distingue, à première vue, de l'espèce précédente, par les hachures différentes des tibias postérieurs.

Platydema rufovittatum n. sp. ♂ [Melasome].

Oblongo-elongatum, subconvexum, glabrum, nitidum, rufum, supra pro parte nigrum, membris rufis. Capite rufo, postice nigro, excavato, in vertice longe et robuste bicornuto; antennis sat brevibus, articulo ultimo breve; thorace nigro aut piceo, lateraliter rufo, breve et lato, antice attenuato, parum fortiter et sparse punctato, postice medio marginato; elytris thorace parum latioribus, lateraliter subarcuatis, postice attenuatis, fortiter striato-punctatis, intervallis subconvexis, punctatis, his nigris, in disco sinuate rufo vittatis, vitta ad medium angustata, postice ad apicem dilatata. Long. 5 mill.

Bimbi, en octobre (type in coll. PIC, paratype in coll. MONARD).

Espèce très distincte par la coloration rousse disposée longitudinalement sur les élytres. Peut se placer près de *P. binotatum* Pic.

Platydema trituberculatum Pic.

Un exemplaire recueilli à Kalukembé, en décembre.

Espèce décrite du Gabon.

Metallonotus denticollis v. *antiquus* Har. [Melasome].
Kuvangu, en mars.

Grande forme, de coloration générale olivâtre, bronzée, caractérisée par le thorax sans dentelures latérales.

Eletica rufa L. (avec les variétés *pallidipennis* Fairm. et *atra* Pic).
Bimbi, en octobre.

Eletica rufa v. nov. *lateapicalis* [Vésicant].
Oblonga, nigra, capite thoraceque pro parte aurantiacis, elytris aurantiacis, postice late nigris, membris nigris.

(Type, originaire du Congo, in coll. Pic; paratypes de Bimbi, in coll. Monard et Pic.)
Variété caractérisée par les élytres bicolores, largement foncés postérieurement.

IV. Endomychidae.

Bien que représentée par peu d'espèces (six), la récolte offre un grand intérêt parce que deux nouveautés spécifiques en font partie dont l'une rentrant dans un genre nouveau.

Voici l'énumération des formes recueillies, augmentée des habitats et des descriptions pour les nouveautés.

Trycherus nitidus Arrow, var..
Lunda (environs de Dala).

Un seul exemplaire, différent de la forme typique (ex description) par la coloration du thorax, cet organe étant testacé avec le milieu rembruni et tout le dessous du corps clair.

Trycherus monardi n. sp.
Oblongus, parum nitidus, glaber, diverse rufescens, supra pro parte nigro-piceus, elytris signaturis luteis ornatis, membris nigris. Capite nigro, labro luteo, in vertice sparse punctato; antennis nigris, articulo ultimo diverse luteo, parum crassis, articulis 9-11 paulo latioribus, ultimo subtruncato; thorace diverse rufo, in disco aliquot et variabiliter nigro aut brunnescente, plus minusve lato, angulis anticis longe prominulis, posticis fere rectis; elytris

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

COMITÉ DE RÉDACTION

PIERRE REVILLIOD
Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

JEAN CARL
Sous-Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

ROGER DE LESSERT
Secrétaire général de la Société zoologique suisse

TOME 44

Avec 7 planches.

GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1937

Tome 44. Fascicule 1 (Nos 1 à 6). Janvier 1937.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

COMITÉ DE RÉDACTION

PIERRE REVILLIOD
Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

JEAN CARL
Sous-Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

ROGER DE LESSERT
Secrétaire général de la Société zoologique suisse

GENÈVE
IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1937

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 44. En cours de publication.

Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 50.— **Union postale Fr. 53.—**
(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*, Muséum d'Histoire naturelle, Genève

Leitz

PANPHOT



La première
Combinaison parfaite
d'une
Chambre reflexe à miroir
et d'un
Microscope universel

Centrage permanent et réciproque de la source lumineuse,
du Microscope et son condensateur et de la chambre photographique

Eclairage par transparence :
fond clair, fond noir, lumière polarisée

Eclairage par incidence :
au moyen de l'Opaque Illuminateur ou de l'Ultropack.

Ernst LEITZ
WETZLAR

Demandez les Catalogues spéciaux de nos représentants :

H. STRÜBIN & Co., GERBERGASSE, 25 — BÂLE
HANS BÜCHI, SPITALGASSE, 18 — BERNE
MARCEL WIEGANDT, 10, GRAND QUAI — GENÈVE
MARGOT & JEANNET, 2, PRÉ-DU-MARCHÉ — LAUSANNE
W. KOCH, OBERE BAHNHOFSTRASSE, 11 — ZÜRICH

PRINTED IN SWITZERLAND

Tome 44. Fascicule 2 (Nos 7 à 14) Avril 1937.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

COMITÉ DE RÉDACTION

PIERRE REVILLIOD
Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

JEAN CARL
Sous-Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

ROGER DE LESSERT
Secrétaire général de la Société zoologique suisse

GENÈVE
IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1937

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 44. En cours de publication.

(Voir suite page 3 de la couverture)

Prix de l'abonnement :

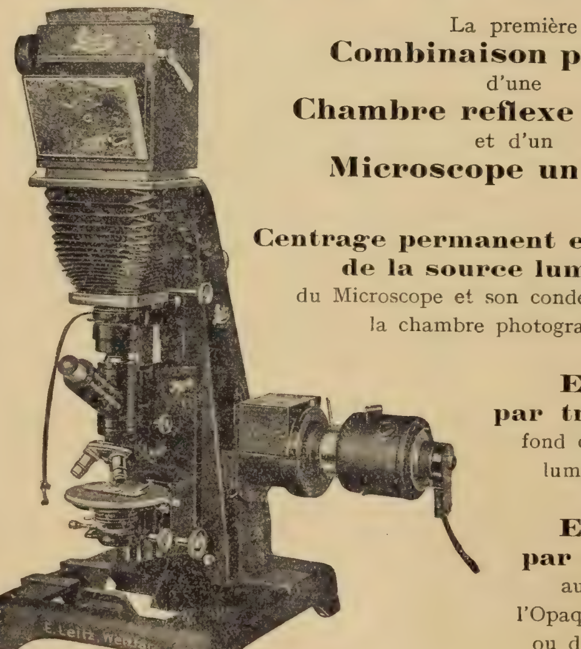
Suisse Fr. 50.— **Union postale Fr. 53.—**

(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*, Muséum d'Histoire naturelle, Genève



PANPHOT



La première
Combinaison parfaite
d'une
Chambre reflexe à miroir
et d'un
Microscope universel

Centrage permanent et réciproque de la source lumineuse,
du Microscope et son condensateur et de la chambre photographique

Eclairage par transparence :
fond clair, fond noir, lumière polarisée

Eclairage par incidence :
au moyen de l'Opaque Illuminateur ou de l'Ultropack.

Ernst LEITZ
WETZLAR

Demandez les Catalogues spéciaux de nos représentants :

H. STRÜBIN & Co., GERBERGASSE, 25 — BÂLE
HANS BÜCHI, SPITALGASSE, 18 — BERNE
MARCEL WIEGANDT, 10, GRAND QUAI — GENÈVE
MARGOT & JEANNET, 2, PRÉ-DU-MARCHÉ — LAUSANNE
W. KOCH, OBERE BAHNHOFSTRASSE, 11 — ZÜRICH

PRINTED IN SWITZERLAND

Tome 44. Fascicule 3 (Nos 15 à 28) Juillet 1937.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

COMITÉ DE RÉDACTION

PIERRE REVILLIOD
Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

JEAN CARL
Sous-Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

ROGER DE LESSERT
Secrétaire général de la Société zoologique suisse

Ce fascicule renferme les travaux présentés à l'Assemblée générale de la Société zoologique suisse, tenue à Zürich, les 3 et 4 avril 1937.

GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1937

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 44. En cours de publication.

(Voir suite page 3 de la couverture)

Prix de l'abonnement :

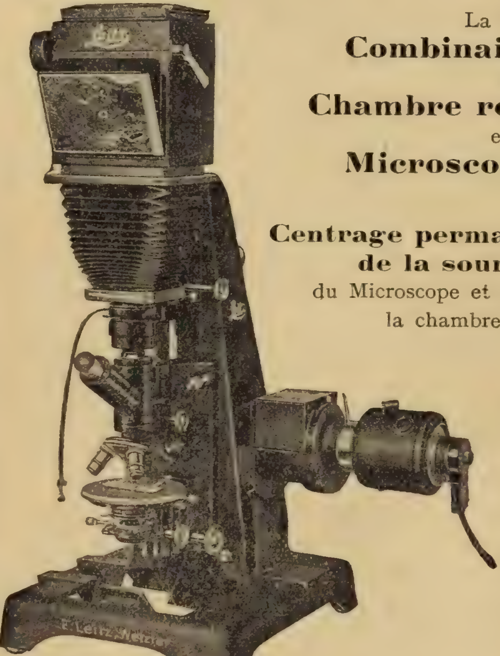
Suisse Fr. 50.— **Union postale Fr. 53.—**
(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*, Muséum d'Histoire naturelle, Genève

Pages



PANPHOT



La première
Combinaison parfaite
d'une
Chambre reflexe à miroir
et d'un
Microscope universel

Centrage permanent et réciproque de la source lumineuse,
du Microscope et son condensateur et de la chambre photographique

Eclairage par transparence :
fond clair, fond noir, lumière polarisée

Eclairage par incidence :
au moyen de l'Opaque Illuminateur ou de l'Ultropack.

Ernst LEITZ
WETZLAR

Demandez les Catalogues spéciaux de nos représentants :

H. STRÜBIN & Co., GERBERGASSE, 25 — BÂLE
HANS BÜCHI, SPITALGASSE, 18 — BERNE
MARCEL WIEGANDT, 10, GRAND QUAI — GENÈVE
MARGOT & JEANNET, 2, PRÉ-DU-MARCHÉ — LAUSANNE
W. KOCH, OBERE BAHNHOFSTRASSE, 11 — ZÜRICH

PRINTED IN SWITZERLAND

Tome 44. Fascicule 4 (Nos 29 à 33) Octobre 1937.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

COMITÉ DE RÉDACTION

PIERRE REVILLIOD
Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

JEAN CARL
Sous-Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

ROGER DE LESSERT
Secrétaire général de la Société zoologique suisse

GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1937

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 44. En cours de publication.

(Voir suite page 3 de la couverture)

Prix de l'abonnement :

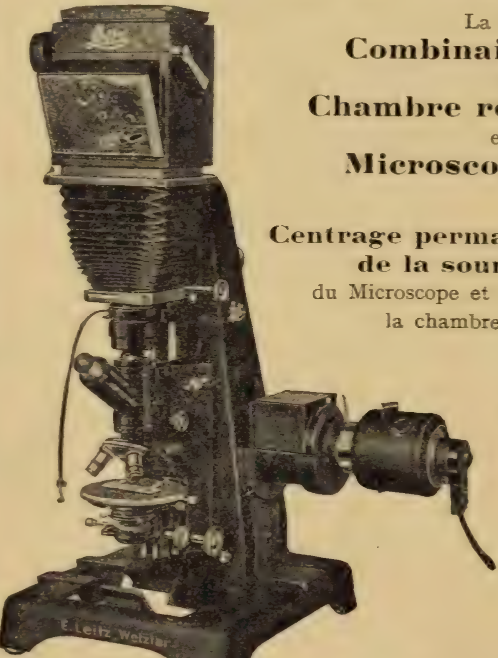
Suisse Fr. 50.— **Union postale Fr. 53.—**

(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*, Muséum d'Histoire naturelle, Genève



PANPHOT



La première
Combinaison parfaite
d'une
Chambre reflexe à miroir
et d'un
Microscope universel

Centrage permanent et réciproque de la source lumineuse,
du Microscope et son condensateur et de la chambre photographique

Eclairage par transparence :
fond clair, fond noir, lumière polarisée

Eclairage par incidence :
au moyen de l'Opaque Illuminateur ou de l'Ultropack.

Ernst LEITZ
WETZLAR

Demandez les Catalogues spéciaux de nos représentants :

H. STRÜBIN & Co., GERBERGASSE, 25 — BÂLE
HANS BÜCHI, SPITALGASSE, 18 — BERNE
MARCEL WIEGANDT, 10, GRAND QUAI — GENÈVE
MARGOT & JEANNET, 2, PRÉ-DU-MARCHÉ — LAUSANNE
W. KOCH, OBERE BAHNHOFSTRASSE, 11 — ZÜRICH

PRINTED IN SWITZERLAND



AMNH LIBRARY
100163653